

ONTOGENESE DES DIFFERENTS ETATS DE SOMMEIL

ÉTUDE COMPORTEMENTALE, E.E.G.
ET POLYGRAPHIQUE CHEZ LE CHATON

(Travail de l'Institut de Physiologie
de la Faculté de Lyon, Pr. H. HERMANN)

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE 20 DÉCEMBRE 1963

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

par

Jean-Louis VALATX

Ancien élève de l'Ecole du Service de Santé Militaire

Né le 6 Février 1938, à PARIS (12^e) (Seine)



IMPRIMERIE DES BEAUX-ARTS
CAMILLE ANNEQUIN, 19, RUE ROUX-SOIGNAT, LYON

1963

ONTOGENÈSE
DES
DIFFÉRENTS ÉTATS
DE SOMMEIL

PERSONNEL DE LA FACULTÉ

Doyens honoraires :

MM. J. LÉPINE
H. HERMANN

Membre de l'Institut.
Correspondant de l'Institut.

Doyen :

J.F. CIER

Assesseurs : MM. M. LEVRAT
L. REVOL

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. COLLET, GUIART, PATEL, LÉPINE, TRILLAT, MOURIQUAND, MAZEL, GARIN, GATÉ, MARTIN, GABRIELLE, SANTY, DUCLOS, GUILLEMINET, HERMANN, ROCHET

PROFESSEURS

MM. CIBERT	Clinique urologique
PONTHUS (détaché à Beyrouth)	Physique biologique
DECHAUME	Clinique neuro-psychiatrique et d'Hygiène mentale
CHAMBON	Chimie organique et Toxicologie.
WERTHEIMER	Clinique chirurgicale B
PAUPERT-RAVAULT	Clinique médicale B
FROMENT	Clinique et Prophylaxie cardio-vasculaires
CROIZAT	Clinique médicale C.
ENSELME	Chimie biologique et médicale.
MALLET-GUY	Clinique chirurgicale A.
REVOL	Pharmacie galénique
POLLOSSON	Clinique gynécologique
PIGEAUD	Clinique obstétricale
BOURRET	Médecine du Travail.
LEVRAT	Clinique médicale A.
SOHIER	Hygiène et Action sanitaire et sociale.
NETIEN	Botanique et cryptogamie.
BERTRAND	Clinique chirurgicale C.
BADINAND	Chimie analytique pharmaceutique.
DREYON	Pharmacie chimique et pharmacologie
ROCHE	Médecine légale et déontologie.
COUDERT	Parasitologie et Pathologie exotique.
MOUNIER-KUHN	Clinique d'oto-rhino-laryngologie et d'audio-phonologie
PAUFIQUE	Clinique ophtalmologique
THIERS	Clinique de dermatologie, syphiligraphie et allergologie
BRUN	Clinique de pneumo-ptysiologie.
CREYSSSEL J.	Clinique traumatologique des membres.
DARGENT	Clinique carcinologique
GUICHARD	Anatomie pathologique.
GIRARD P.	Pathologie générale et expérimentale.
LATARJET	Anatomie
PEYCELON	Pathologie chirurgicale
GIRARD M.	Thérapeutique.
VACHON	Pathologie médicale.
GALY	Physio-pathologie des voies respiratoires.
PAPILLON	Radiologie
JEUNE	Clinique des maladies infectieuses
GONIN	Hydrologie thérapeutique, Climatologie et Ecologie sociale
MONNET	Bactériologie
BANSSILLON	Physiologie et pathologie obstétricales
CHATONNET	Physiologie B
GUINET	Clinique endocrinologique
TRILLAT	Clinique de Chirurgie orthopédique
FREIDEL	Clinique Stomatologique
MARION J.	Clinique de Chirurgie et d'Orthopédie infantiles
DORCHE	Matière médicale et législation pharmaceutique
DUMONT L.	Histologie et embryologie
PERROT	Chimie
CIER J.F.	Physiologie A
PERRIN J.	Thérapeutique chirurgicale et chirurgie opératoire
X...	Clinique médicale infantile et hygiène du premier âge
X...	Biologie médicale et pharmacodynamie

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

MM. BERGER	Physique nucléaire appliquée à la médecine
BERTOYE A.	Bactériologie
MANSUY	Chirurgie générale
COLLET	Chimie pharmaceutique
SARROUY	Clinique de Pédiatrie
LACROIX	Climatologie
LIARAS	Clinique chirurgicale propédeutique
LECUIRE	Neuro-chirurgie
REVOL	Médecine générale
GOINARD	Thérapeutique chirurgicale

PROFESSEURS TITULAIRES SANS CHAIRE

MM. ROMAN	Parasitologie
CIER A.	Pharmacie chimique et Pharmacologie
FEROLDI	Anatomie pathologique
MORET	Physique

MAITRES DE CONFÉRENCES AGRÉGÉS TITULAIRES

MM. CREYSSEL R.	Chimie biologique	MM. JOUVET	Pathologie expérimentale
THIVOLET	Hygiène	PEYRIN	Physique biologique
GARIN	Parasitologie	TOMMASI	Anatomie pathologique
PINET	Electro-radiologie	BUFFARD	Electro-radiologie
ODDOUX	Botanique et cryptogamie	LEJEUNE	Médecine générale et thérapeutique
De SOLLIERS	Chimie analytique	de MOURGUES F.	Stomatologie
TOLOT	Médecine du Travail	NAUSSAC	Maladies infectieuses
DESPIERRES	Médecine générale	REBOUILLAT	Chirurgie générale
GUYOTAT	Neuro-psychiatrie	ROMAGNY	Pédiatrie
DESCOTES	Chirurgie générale		

MAITRES DE CONFÉRENCES AGRÉGÉS STAGIAIRES

MM. DUROUX	Anatomie	MM. MALLEIN	Chimie analytique
BRETTE	Thérapeutique	RIFFAT	Hygiène
BOUCHET	Anatomie	FAUCON	Biologie médicale et pharmacodynamie
FAVRE-GILLY	Hématologie	FLANDROIS	Physiologie
GIROD	Histologie et embryologie	VIALIER-BAYNARD	Bactériologie
GRAS	Chimie biologique		

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. BURTHIAULT	Obstétrique	MM. SCHOTT	Neuro-psychiatrie
R. FRANÇOIS	Pédiatrie et Puériculture	ALLEGRE	Neuro-chirurgie
GIGNOUX	Oto-rhino-laryngologie	CHASSARD	Electro-radiologie
GUILLEMIN	Chirurgie générale	FAYSSE	Orthopédie
JACBERT de BRAUJOU	Chirurgie générale	GAILLARD	Oto-rhino-laryngologie
MARION P.	Chirurgie générale	GARDE	Médecine générale
MICHAUD	Chirurgie générale	HUGONNIER	Ophthalmologie
PLAUCHU	Médecine générale	KALB	Pneumo-phthisiologie
PONT	Médecine générale	LARBRE	Médecine générale
SAUTOT	Chirurgie générale	MARET	Chirurgie générale
TRAEGER	Médecine générale	MORNEX	Médecine générale
VIGNON	Médecine générale	NORMAND	Médecine générale
BONAMOUR	Ophthalmologie	PERRIN A.	Médecine générale
COLIN	Médecine légale	BETHENOD	Pédiatrie et puériculture
COLOMB	Dermatologie	DUMAS	Stomatologie
De MOURGUES G.	Chirurgie générale	FRIES	Médecine générale
DEVIC	Médecine générale	GARMIER	Obstétrique
DUMONT M.	Obstétrique	LAMBERT	Médecine générale
DURAND	Urologie	MICHOULIER	Chirurgie générale
FRANCILLON	Chirurgie générale	NOEL	Médecine générale
SAUBIER	Chirurgie générale	ROBERT	Médecine générale
		SCHNEPP	Orthopédie

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

MM. H. HERMANN, Président ; J.F. CIER, J. CHATONNET, M. JOUVET, Assesseurs

La Faculté de Médecine de Lyon déclare que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner ni approbation ni improbation.

ONTOGENESE DES DIFFERENTS ETATS DE SOMMEIL

ÉTUDE COMPORTEMENTALE, E.E.G.
ET POLYGRAPHIQUE CHEZ LE CHATON

(Travail de l'Institut de Physiologie
de la Faculté de Lyon, Pr. H. HERMANN)

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE 20 DÉCEMBRE 1963

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

par

Jean-Louis VALATX

Ancien élève de l'Ecole du Service de Santé Militaire

Né le 6 Février 1938, à PARIS (12^e) (Seine)



IMPRIMERIE DES BEAUX-ARTS
CAMILLE ANNEQUIN, 19, RUE ROUX-SOIGNAT, LYON

—
1963



A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

Médecin Commandant

A MA MÈRE

A MA FEMME

A MES SŒURS

A MES BEAUX-PARENTS

A MES BEAUX-FRÈRES

A TOUTE MA FAMILLE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A NOTRE PRÉSIDENT DE THÈSE

Monsieur le Professeur Henri HERMANN

Doyen Honoraire de la Faculté de Médecine de Lyon

Commandeur de la Légion d'Honneur

Membre de l'Académie de Médecine

Membre Correspondant de l'Institut

Trois ans passés dans son Laboratoire nous ont appris la vraie physiologie : la physiologie fonctionnelle. Il nous a mis en garde contre une spécialisation trop exclusive.

Nous le remercions vivement du très grand Honneur qu'il nous a fait en acceptant de présider cette thèse.

A Monsieur le Doyen J.F. CIER

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine

Nous avons suivi avec grand profit ses riches enseignements au cours de nos premières années d'études médicales. Il nous a prodigué ses conseils durant notre séjour au Laboratoire.

Nous lui adressons nos Hommages respectueux et nos remerciements pour l'Honneur qu'il nous fait de juger ce modeste travail.

A Monsieur le Professeur J. CHATONNET

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine

Docteur ès Sciences

Grâce à son Enseignement remarquable, il nous a incité à approfondir nos connaissances de Physiologie Nerveuse et ainsi, nous a poussé à entrer au Laboratoire.

Qu'il sache toute notre reconnaissance et reçoive notre merci d'avoir bien voulu accepter d'être notre Juge.

A Monsieur le Professeur Agrégé Michel JOUVET
Maître de Conférences Agrégé de Pathologie Expérimentale

Ce travail lui est particulièrement dédié, car il sait tout ce que nous lui devons. Il nous a accueilli avec bienveillance, nous a communiqué au cours de ces trois années, en plus des techniques de laboratoire, la patience, le sens critique et, par-dessus tout, la passion de la recherche. Il nous a traité comme un fils. Il demeure pour nous plus qu'un Maître brillant et attachant.

Qu'il reçoive ici, le faible hommage de notre profonde gratitude.

A Madame le Docteur Danielle JOUVET

Attachée de Recherches au C.N.R.S.

Son sourire, sa gentillesse ont contribué à
créer l'atmosphère familiale du laboratoire.

Nous la remercions vivement car une grande
partie de ce travail a été réalisée grâce à ses
compétences neuro-physiologiques.

A Mademoiselle Hélène FOND

Aide Technique du C.N.R.S.

A Mademoiselle Claude PELEN

Histologiste

A Monsieur le Docteur F. MICHEL

Attaché de Recherches au C.N.R.S.

et à tous nos amis du Laboratoire :

MM. les Drs M. KLEIN, M. JEANNEROD,
J. MOURET, P. VIMONT-VICARY

Qui nous ont aidé dans la réalisation de ce
travail.

A Monsieur le Médecin Général Inspecteur BORON

Professeur Agrégé du Val-de-Grâce

Directeur de l'Ecole du Service de Santé Militaire
et de l'Hôpital Militaire d'Instruction Desgenettes

Nous le remercions d'avoir bien voulu nous
accorder l'autorisation de travailler au Labora-
toire de Neuro-physiologie de la Faculté de
Médecine.

A Monsieur le Médecin Colonel CAMELIN

Professeur Agrégé du Val-de-Grâce

Médecin-Chef de l'Hôpital Militaire d'Instruction Desgenettes
Sous-Directeur de l'Ecole du Service de Santé Militaire

A NOS MAITRES
DANS LES HOPITAUX MILITAIRES.

Monsieur le Médecin Colonel J. DELATOUR
Spécialiste des Hôpitaux Militaires
Président de l'Association d'O.R.L. de Lyon et de la région

Monsieur le Médecin Capitaine GRATEAU
Assistant des Hôpitaux de l'Armée

Monsieur le Médecin Lt-Colonel CAUSSE
Spécialiste des Hôpitaux Militaires
Chef du Service de Neuro-Psychiâtrie

Monsieur le Médecin Commandant RAMEL
Neuro-Psychiâtre des Armées

Deux semestres passés sous leur bienveillante
autorité ont développé en nous le sens et la
valeur du contact humain, complément indis-
pensable à toute recherche expérimentale.

INTRODUCTION

L'observation du sujet endormi a montré l'existence de différents états de sommeil : l'un, classique, où celui-ci repose calmement, est considéré comme le sommeil réparateur ; l'autre, découvert récemment, avec ses mouvements fins des extrémités des membres, ses secousses oculaires et ses variations respiratoires, invite à penser que le sujet participe ou assiste à quelque spectacle banal ou particulièrement impressionnant. L'homme, réveillé à cet instant, confirme l'observateur dans la justesse de ses intuitions. Mais que dire de cet état observé chez l'animal dont nous ne comprenons pas le langage ?

Pourtant, ce sont des études précises, comportementales et électro-encéphalographiques, réalisées chez ce dernier qui ont permis de mettre en évidence que cette phase bien délimitée du sommeil est un état particulier du fonctionnement du système nerveux survenant périodiquement, au cours du sommeil « classique », mais dont nous ignorons encore la fonction.

Pour préciser cette notion, il nous a paru intéressant d'entreprendre l'étude du sommeil du nouveau-né et, tenter, si cela était possible, de dissocier ces deux états de sommeil par leur apparition chronologique différente et leur maturation au cours du développement ontogénétique.

Pour ce faire, nous avons utilisé le chat, animal assez immature à la naissance, — de préférence à un autre animal tel le cobaye dont le nouveau-né a un système nerveux pratiquement identique à celui de l'adulte — afin de mieux appréhender l'évolution et, peut-être, entrevoir la fonction de cet état de sommeil. De plus, le sommeil du chat adulte est, actuellement, le mieux connu grâce aux commodités qu'offre, à la stéréotaxie, la stabilité du système nerveux de cette espèce qui semble parvenue, depuis des millénaires, en fin de phylum, et grâce à l'aptitude particulière de cet animal au sommeil.

Ainsi, au cours de cette étude, nous envisagerons dans une première partie, le sommeil de l'animal adulte ; l'historique du sommeil du nouveau-né et les méthodes ainsi que les différentes préparations employées pour son étude.

Dans une deuxième partie, nous exposerons nos résultats obtenus chez le chaton intact et décérébré.

Enfin, nous aborderons, au cours de la troisième partie, la discussion de ces résultats.

PREMIÈRE PARTIE

- SOMMEIL DE L'ANIMAL ADULTE.
 - HISTORIQUE DU SOMMEIL DE L'ANIMAL NOUVEAU-NÉ.
 - MATÉRIEL ET MÉTHODE.
-

SOMMEIL DE L'ANIMAL ADULTE

Le chat adulte (âge supérieur à 15 mois), chroniquement implanté avec des électrodes corticales et sous-corticales, sans lésions du système nerveux, présente, dans les conditions normales d'enregistrement, deux états de sommeil qui sont maintenant bien connus :

1) L'endormissement et le sommeil lent sont caractérisés (fig. 1)

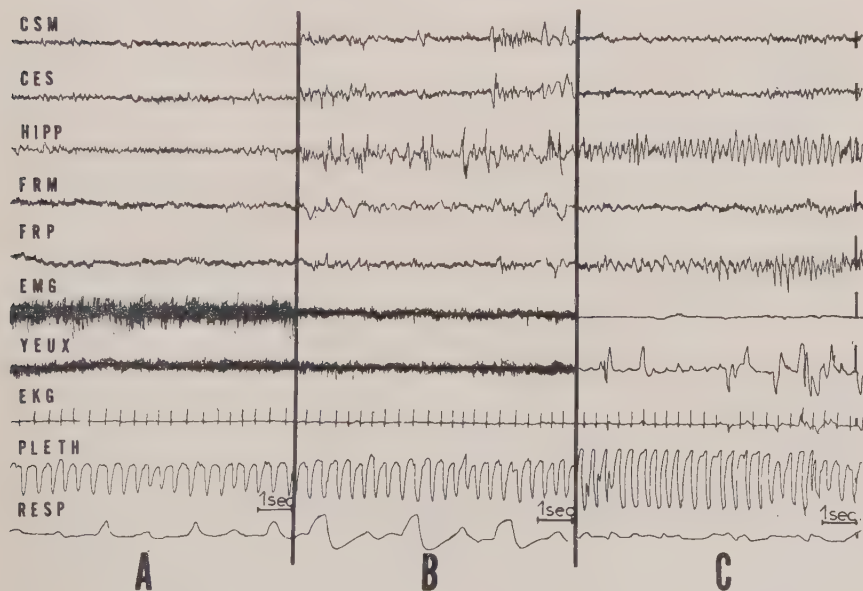


Fig. 1. — Chat adulte.

A : Éveil.

B : Sommeil lent.

C : Phase Rhombencéphalique du sommeil.

C.S.M. : Cortex sensori-moteur.

C.E.S. : Cortex ecto-sylvien.

Hipp. : Hippocampe.

F.R.M. : Formation Réticulée Mésencéphalique.

F.R.P. : Formation Réticulée Pontique.

E.M.G. : Electromyogramme des muscles de la nuque.

E.K.G. : Electrocardiogramme.

Pleth. : Pléthysmographie.

Resp. : Respiration.

Calibrage : 1 sec, 50 microvolts.

(d'après Jouvet, 1962 a) (18)

au point de vue tracé électro-encéphalographique, par l'apparition progressive de fuseaux (8 à 12 c/s) et d'ondes lentes (1 à 4 c/s) envahissant tout le cortex puis, avec un temps de retard, les structures sous-corticales diencephalo-mésencéphaliques ; l'activité hippocampique est constituée, sur un fond d'ondes lentes, par les pointes brèves de très grande amplitude, typiques de ce stade de sommeil (JOUVET et al. 1959) (22).

Au cours de cette phase, l'animal adopte une posture de sommeil : couché en décubitus ventral, les pattes antérieures repliées, la tête au-dessus du sol « rentrée dans les épaules », ou alors couché sur le flanc, « en boule ». Progressivement la tête s'incline jusqu'à reposer sur le sol, les yeux mi-clos ; les membranes nictitantes relâchées recouvrent les pupilles en myosis ; les globes oculaires sont en strabisme convergent vers le bas. Quelques mouvements lents pendulaires sont enregistrés. On n'observe aucun mouvement du corps : c'est le sommeil calme.

Sur le tracé polygraphique, l'électro-myogramme, richement fourni pendant la veille, diminue d'amplitude mais persiste cependant ; la respiration est ample et régulière, le rythme cardiaque se ralentit discrètement.

2) La phase « paradoxale » ou phase rhombencéphalique du sommeil (P.R.S.) débute brusquement, après un stade plus ou moins prolongé d'ondes lentes : l'activité électrique cortico-diencephalo-mésencéphalique devient alors rapide (25 à 30 c/s), microvoltée, identique à celle décrite au cours de l'état de veille comportemental ; au niveau de l'hippocampe, une activité rythmique très régulière, lente à 4-6 c/s est enregistrée, tandis que la formation réticulée pontique (F.R.P.) est le siège d'une activité d'ondes monophasiques groupées en pseudo-fuseaux à 6-8 c/s, de grande amplitude, synchrones le plus souvent des mouvements des yeux ; ces « fuseaux » se retrouvent au niveau du géniculé latéral et du cortex visuel (MOURET et al. 1963) (32).

Le tracé polygraphique montre une abolition complète de l'activité électro-myographique des muscles de la nuque (index absolu de cet état, tout au moins chez le chat). La respiration devient irrégulière, le rythme cardiaque, tantôt s'accélère, tantôt se ralentit (cas le plus fréquent).

L'électro-oculogramme montre alors des mouvements rapides des globes oculaires, de grande amplitude, à composantes verti-

cale et surtout horizontale, d'allure nystagmiforme ; ils surviennent isolés ou en bouffées d'une dizaine de mouvements anarchiques se succédant sans pause ; les pupilles sont en myosis très serré, sujettes à de brusques et transitoires mydriases.

Des mouvements des vibrisses, des oreilles, des extrémités des pattes et parfois de la queue sont observés, en général synchrones des secousses oculaires.

Le seuil d'éveil est plus élevé que pendant le sommeil lent, on parle alors de sommeil profond (JOUVET 1959, ROSSI 1961).

Cette phase dure 5 à 10 minutes et tend à se reproduire périodiquement une à deux fois par heure, ce qui représente 15 à 20 % du temps d'enregistrement, et 20 à 30 % du sommeil total.

Les structures responsables de ces deux états de sommeil sont différentes :

— Pour le stade de sommeil lent, l'écorce cérébrale est nécessaire à la production d'ondes lentes, puisque l'animal totalement néo-décortiqué ne présente plus ni fuseaux ni ondes lentes au niveau des structures sous-corticales (JOUVET et MICHEL, 1958) (SERGIO et LONGO, 1960) (20) (42). Il suffit de laisser une plage minime de néo-cortex pour que des ondes lentes soient enregistrées. Il semble que le thalamus soit nécessaire pour produire les fuseaux : les animaux thalamectomisés ne les présentent plus, mais seules les ondes lentes persistent (NAQUET et al., 1963) (33).

Cependant, la notion de sommeil lent repose sur l'enregistrement électro-encéphalographique d'ondes lentes corticales et sous-corticales. Jusqu'à présent, il n'a pas été trouvé de critère absolu comportemental de ce stade (comme la disparition totale de l'activité musculaire de la nuque l'est pour la phase rapide de sommeil) ; ainsi, en l'absence de néo-cortex, il est difficile de dire si l'animal a un équivalent de sommeil calme sans ondes lentes. Il est possible que des structures situées dans la partie caudale du tronc cérébral soient nécessaires à l'apparition du sommeil lent (BATINI et al., 1959) (MORUZZI, 1960) (2, 30).

— Les structures nerveuses qui enclenchent la phase « paradoxale » se situent au niveau de la formation réticulée pontique (partie postérieure du nucleus reticularis pontis oralis et partie antérieure du nucleus reticularis pontis caudalis, nucleus centralis

superior de BETCHEREW). Elles ont été délimitées par des sections étagées du tronc cérébral (JOUVET et MICHEL, 1960). La preuve en est que si cette région est détruite par coagulation, l'animal n'est plus capable d'enclencher cet état de sommeil. Cette région est suffisante : l'animal mésencéphalique chronique ne dort plus qu'avec ce sommeil dont tous les critères subsistent : les pseudo-fuseaux pontiques, l'abolition de l'activité musculaire de la nuque, les variations végétatives cardio-respiratoires et les mouvements des yeux dont les structures suffisantes à leur production sont les noyaux des nerfs oculo-moteurs des 3^e et 6^e paires crâniennes : seule l'activité rapide corticale est absente et pour cause...

Ces structures pontiques sont probablement différentes de celles responsables de l'activation corticale pendant l'éveil (Système Réticulé Activateur Ascendant de MORUZZI et MAGOUN, 1949) (31), car il est possible de supprimer celle-ci tout en conservant l'activité rapide durant la P.R.S. (JOUVET, 1962 a) (18).

Les mécanismes et la mise en jeu périodique de celle-ci demeurent encore mystérieux ; certains faits plaident pour un mécanisme neuro-humoral de nature vraisemblablement cholinergique.

Ainsi, vu la persistance de cet état de sommeil chez l'animal pontique et décortiqué, on a pu parler d' « archéo-sommeil ». De même pour le sommeil avec ondes lentes nécessitant l'intégrité du néo-cortex, il a été appelé « néo-sommeil » (JOUVET, 1960). Nous verrons que l'étude ontogénétique vérifie cette hypothèse.

HISTORIQUE DU SOMMEIL DE L'ANIMAL NOUVEAU-NÉ

Si les travaux relatifs au sommeil de l'animal adulte sont abondants depuis ces dernières années (cf. Réf. JOUVET, 1962 a) (18), ceux concernant le sommeil de l'animal nouveau-né sont peu nombreux. Bien que l'ontogenèse de l'activité cérébrale en ait suscité beaucoup, la plupart ne mentionne pas le comportement de l'animal au cours de l'expérimentation (anesthésie, curarisation). Parmi les raisons de cette carence, citons la difficulté de l'expérimentation chronique chez les animaux nouveau-nés et de leur maintien en vie suffisamment longtemps (1 ou 2 mois et même plus) pour étudier l'évolution dans le temps de l'activité électro-encéphalographique et du comportement au cours des différents stades de vigilance.

On se reportera à la thèse de médecine de VERLEY (Paris, 1959) (46) et à celle de sciences de MARTY (Paris, 1962) (29) pour la bibliographie relative à l'ontogenèse de l'activité électrique cérébrale et des potentiels évoqués somesthésiques, visuels et auditifs chez les mammifères.

Certains auteurs décrivent une activité électrique corticale au cours du sommeil chez le nouveau-né (28, 6, 7) ; cependant, le sommeil est considéré comme une phase de repos sans mouvements somatiques. Aucun ne mentionne l'équivalent de la phase rapide du sommeil de l'adulte qui, chez le jeune animal, passe pour un comportement d'éveil ou d'hyper-éveil. A notre connaissance, nous n'avons pas retrouvé dans la littérature de travaux relatifs à l'évolution des deux états de sommeil, tant chez le chaton que chez les autres mammifères. Pour l'homme, ROFFWARG et DEMENT (1963, comm. pers.) ont observé chez le nourrisson l'équivalent de la phase des mouvements oculaires de l'adulte. Cela peut paraître étonnant, mais pour l'adulte, il a fallu attendre

1955 (ASERINSKI et KLEITMAN) (DEMENT et KLEITMAN, 1957) pour que soit décrite, chez l'homme d'abord, la phase des mouvements oculaires analogue à la phase « paradoxale » retrouvée trois ans plus tard chez le chat (DEMENT, 1958) (JOUVET, 1958).

Cette étude a fait l'objet d'une note préliminaire à la Société de Biologie en 1961 (17). Depuis, l'activité électrique de l'hippocampe du chaton a été décrite au cours de ces deux états de sommeil (CADILHAC et al., 1961) (3, 4, 5) et l'équivalent de la P.R.S. a été retrouvée chez le raton, le chiot (observation personnelle), le lapereau (FAURE et VINCENT, communication personnelle), l'agneau (JOUVET et VALATX, 1962) (16), le poussin (KLEIN, MICHEL et JOUVET, 1963) (25).

Le chaton décérébré a été étudié depuis fort longtemps, à la suite des travaux de SHERRINGTON, par WEED, LANGWORTHY et LAUGHTON (1917-1926) (26,27), cependant aucun ne décrit l'équivalent du sommeil rapide.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons étudié 51 chatons de la naissance à 90 jours :

- 14 chatons normaux furent implantés.
- 14 décérébrés. Pour 4 seulement l'histologie révéla une section totale du tronc cérébral.
- 4 tentatives de coagulation limitée de la protubérance.
- Les autres, soit 19 chatons, furent observés tous les jours pendant quelques heures et leur comportement noté sur des fiches individuelles.

a) L'implantation chronique des électrodes est réalisée, soit sous anesthésie générale à l'éther pour les animaux âgés, soit sous anesthésie locale à la novocaïne pour les plus jeunes. L'anesthésie générale au Nembutal a été abandonnée : les doses anesthésique et léthale étant très proches chez le nouveau-né.

La tête est maintenue par un aide. Une incision sagittale médiane est pratiquée au niveau du scalp. Les plans cutanés sont rabattus latéralement ainsi que la galea et l'aponévrose épicroânienne. L'os, encore cartilagineux la première semaine de la vie, est séché avec une attention particulière avant la pose des électrodes. Celles-ci, constituées par de très fines vis en acier inoxydable, sont fixées sur la voûte crânienne de part et d'autre des sutures coronales et lambda, au moyen de la résine acrylique. Des fils d'or ou d'acier chirurgical sont placés à demeure dans les muscles de la nuque. Des électrodes sont posées de chaque côté de l'orbite chez les chatons âgés : ce qui est très difficile pour le chaton nouveau-né (l'oculogramme est alors dérivé par des aiguilles piquées sous la peau extemporanément avant l'enregistrement).

La plaie opératoire est refermée en deux plans : galea et peau, à l'aide de fil de nylon.

La cicatrisation se fait rapidement sans suppuration. Il n'est

pas besoin d'administrer des antibiotiques au cours des trois premières semaines : immunité sérologique du nouveau-né (VARGUES et al., 1962) (45).

Les fils des électrodes sortent à la partie postérieure de l'incision et sont soudés à une prise multiple miniature. Les chatons sont remis à leur mère qui continue à les nourrir sans se soucier des électrodes.

b) L'enregistrement est pratiqué pendant deux ou trois heures, après une tétée, dans une cage partiellement insonorisée, tapissée intérieurement de coton pour faciliter l'endormissement du chaton. La prise miniature est reliée à un appareil E.E.G. Alvar, par un câble souple qui n'entrave aucunement les mouvements de l'animal. L'électro-cardiogramme est enregistré à l'aide d'aiguilles piquées au niveau des membres ; de même la respiration l'est, à l'aide d'un caoutchouc graphité entourant le thorax du chaton et dont les extrémités sont reliées à l'appareil enregistreur par l'intermédiaire d'un pont de Wheatstone.

c) La décérébration est pratiquée sous anesthésie locale. Après incision de la peau et ouverture du crâne à l'aide de ciseaux fins, un leucotome est orienté manuellement en avant de la tente du cervelet et descendu jusqu'à la base du crâne. La pose des électrodes corticales et électro-myoqraphiques, est identique à celle du chaton intact. Les soins post-opératoires sont importants, car le chaton ne tète pas spontanément ; il ne peut donc être laissé avec ses congénères, ce qui nécessite :

- le gavage toutes les trois heures avec du lait concentré à l'aide d'une sonde introduite dans la cavité buccale ;

- l'évacuation de la vessie par pression ;

- le maintien à une température constante dans une couveuse réglée à 37 °C.

d) Les destructions localisées du tronc cérébral ont été réalisées par coagulation à l'aide d'une électrode orientée stéréotaxiquement après modifications de l'appareil de HORSLEY et CLARKE pour l'adapter au chaton.

e) L'étendue des lésions est contrôlée par des coupes sagitales, colorées selon les méthodes de LOYEZ-NISSL et Luxol fast blue.

Terminologie. De nombreux termes sont employés pour décrire les deux aspects électro-encéphalographiques et comportement-

taux du sommeil physiologique de l'animal adulte : la phase de sommeil avec activité électrique corticale rapide est nommée :

— « Activated sleep » (DEMENT, 1958) (10).

— « Phase paradoxale » (JOUVET et al., 1959) (21).

— « Phase rhombencéphalique du sommeil » - P.R.S. (JOUVET, 1960) pour signifier son origine pontique.

— Le terme de « sommeil profond » qui traduit l'élévation du seuil d'éveil (JOUVET, 1959) est également employé par d'autres auteurs (ROSSI, 1961).

La phase d'activité corticale lente du sommeil est appelée :

— sommeil lent ou sommeil télencéphalique (JOUVET, 1960).

— sommeil léger (ROSSI, 1961).

Etant donné que l'activité électro-encéphalographique corticale ne permet pas à elle seule de déceler les différents états de sommeil chez l'animal nouveau-né, et qu'il n'existe qu'un seul état de sommeil à la naissance ou chez l'animal décérébré, nous pensons que les termes de sommeil profond et sommeil léger sont peu adéquats pour une étude évolutive ou même comparative, puisque chez l'homme le stade le plus lent du sommeil (stade IV) est souvent plus profond que le stade du sommeil avec mouvements oculaires. C'est pourquoi, nous avons utilisé une terminologie purement descriptive dans l'étude du sommeil du chaton : la phase de sommeil avec secousses musculaires est ainsi appelée sommeil « sismique » ; celle de sommeil sans secousses, sommeil calme. Les différentes dénominations : sommeil rapide — phase paradoxale (P.P.) — phase rhombencéphalique (P.R.S.) seront employées indifféremment pour cet état de sommeil avec mouvements oculaires rapides ; et celles de sommeil lent ou sommeil avec ondes lentes ou sommeil calme pour le sommeil télencéphalique.

DEUXIÈME PARTIE

RÉSULTATS

- GÉNÉRALITÉS.
 - CHATON INTACT.
 - CHATON DÉCÉRÉBRÉ.
-

RÉSULTATS

GÉNÉRALITÉS

Après une gestation de 64 à 65 jours (GROS, 1931), la chatte met bas une portée de 2 à 6 chatons (3-4 en moyenne). Les femelles prédominent : 2 pour un mâle.

La taille des nouveau-nés est de 125 à 150 millimètres.

Le poids est environ de 100 grammes (compris entre 80 et 130 g). Au-dessous de 80 grammes on peut parler de prématurité (nous avons observé une portée de deux chatons : 50 et 52 grammes). L'évolution de la courbe pondérale (fig. 2) montre un

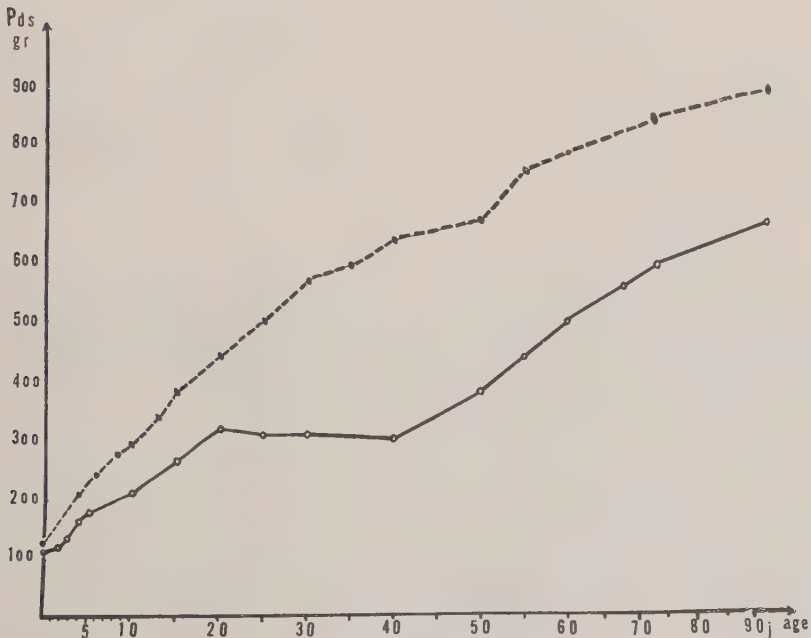


Fig. 2. — Courbe de l'évolution pondérale du chaton de la naissance à 90 jours. La courbe en pointillés est celle du chaton élevé en liberté ou semi-liberté ; celle en traits pleins représente l'évolution pondérale du chaton élevé au laboratoire.

gain de 10 à 20 grammes par jour au cours du premier mois ; puis la courbe s'infléchit, indiquant un gain journalier moindre. A 90 jours, le chaton pèse 900 g et 2 kg à 2,5 kg à 15 mois.

Cette évolution est valable pour les chatons normaux exempts de maladie et élevés en liberté ou semi-liberté. Pour ceux élevés totalement en cage avec leur mère, l'ascension de cette courbe n'est pas aussi rapide : les 8 premiers jours, elle est parallèle à la première, puis le gain journalier est stationnaire du vingtième au quarantième jour, date à laquelle la reprise pondérale s'amorce. A l'âge adulte, ces animaux ont une taille inférieure à la normale. La sensibilité particulière des chatons aux infections, à partir de la troisième semaine de la vie, le sevrage, la nourriture du laboratoire et la situation carcérale peuvent être incriminés pour expliquer cette évolution.

CHATON INTACT

Une étude comportementale très fine du chaton, de la naissance à l'âge de 30 jours, publiée par TILNEY et CASAMAYOR, en 1924 (43), nous a servi de modèle pour notre travail. Nous avons retrouvé leurs résultats en les complétant (cf. Tableau).

Au cours des six premières semaines de la vie extra-utérine, nous avons distingué 3 périodes principales en nous basant sur des critères comportementaux et électro-encéphalographiques (E.E.G.).

1) La première semaine (0 à 7 jours).

Trois stades comportementaux de vigilance sont observés mais **l'activité E.E.G. ne permet pas de faire la distinction entre l'éveil et les états de sommeil. L'observation attentive de l'animal et l'enregistrement polygraphique sont nécessaires.**

a) **L'éveil - comportement.** Après la naissance et la section du cordon ombilical, le chaton reste inerte sur le flanc ; deux minutes après, comme l'ont remarqué TILNEY et CASAMAYOR, apparaît la réaction posturale : le chaton se retourne et se met en décubitus ventral. Il s'approche ensuite de sa mère qui l'appelle à petits cris, en « crawlant » avec les pattes antérieures et balançant la tête de part et d'autre ; 10 à 12 minutes suffisent pour trouver la mamelle.

TABLEAU

Réaction Posturale 2 min.	id.	Course	23 j.	29 j.
« Crawling Approach » . 8 min.	id.	« Pawing reaction »	23 j.	27 j.
Succion 12 min.	id.	Toilette	26 j.	26 j.
Coordination des mem- bres lors de la marche.. 7 j.	14 j.	« Lapping reaction » ...	28 j.	32 j.
Réaction de fuite à la piqûre 7 j.	9 j.	Réaction de fuite de défense	29 j.	28 j.
Ouverture des yeux 7 j.	8 j.	Grimper	31 j.	30 j.
Réaction d'orientation vi- suelle 14 j.	21 j.	Réflexe cornéen	—	8 j.
Réaction d'orientation au son 14 j.	16 j.	Réflexe photo-moteur	—	8 j.
« Sitting reaction » 20 j.	23 j.	Réflexe cochléo-palpebral	—	18 j.
Promenade 22 j.	17 j.	Grattage sciure avant dé- fécation	—	27 j.
Grattage de l'oreille avec la patte arrière .. 23 j.	24 j.	Affût	—	42 j.
		Clignement à la menace.	—	43 j.
		« Boxe »	—	50 j.

Tableau montrant les dates d'apparition des différentes acquisitions comportementales du chaton. La première colonne indique les dates observées par TILNEY et CASAMAYOR en 1924 ; la deuxième, celles de nos propres observations. Voir explications détaillées dans le texte.

Jusqu'à l'âge de sept jours, il n'y a pas de modifications notables du comportement : tournant à droite et à gauche la tête relevée ou au ras du sol, les paupières closes, avec des miaulements fréquents, le chaton se déplace lentement et maladroitement en se traînant sur le sol à l'aide de ses pattes antérieures ; les pattes postérieures sont allongées dans le prolongement du corps, les premiers jours, puis se replient sur le côté en donnant une démarche « en canard ». Il n'existe pas de synergie entre les trains antérieur et postérieur. Le chaton réagit en sursautant à une stimulation intense sonore ou somesthésique (pincement de la peau) mais ne réagit pas à la piqure.

— **Les enregistrements polygraphiques** (fig. 3) que nous avons pratiqués à partir de une heure après la naissance, montrent un rythme cardiaque rapide aux environs de 300 pulsations par minute.

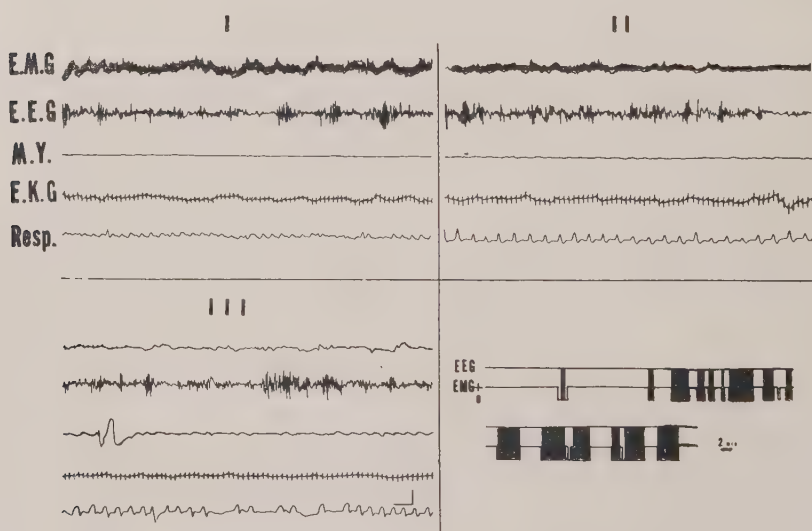


Fig. 3. — 5^e jour : Tracés polygraphiques des différents états de vigilance. Eveil (I) - Sommeil calme (II) - Sommeil sismique (III) : Il n'y a pas de différence E.E.G. entre les trois stades.

Représentation schématique (en bas, à droite) des variations de vigilance au cours d'un enregistrement d'une durée de 105 minutes. En noir, le « sommeil sismique ».

E.M.G. : Activité électro-myographique des muscles de la nuque.

E.E.G. : Activité électrique frontale (Bipolaire).

M.Y. : Mouvements des yeux.

Echelle pour tous les tracés E.E.G. : 1 sec. 50 microvolts.

— schéma : 2 minutes.

La respiration est très irrégulière, tantôt rapide, superficielle (120) pendant quelques secondes, tantôt plus lente (40 à 60 mouvements par minute).

L'électro-myogramme est constitué par une activité de 50 à 60 c/s de 100 à 200 microvolts.

L'activité électrique corticale pariéto-occipitale est caractérisée par une activité de 8 à 12 c/s de 20 microvolts d'amplitude, interrompue par des bouffées irrégulières de 10 à 12 c/s de 50 à 80 microvolts relativement espacées (10 à 12 par minute) au début, tendant à se rapprocher sans se fusionner vers la fin de la première semaine. Dans les dérivations frontales, l'activité électrique est plus rapide, plus régulière et de moins grande amplitude.

Aux stimulations intenses ou au réveil brusque, un aplatissement du tracé, de très courte durée (quelques secondes) est enregistré **inconstamment**. Cette réaction « s'habitue » très rapidement. Le plus souvent, les réactions d'éveil comportemental ne s'accompagnent d'aucune variation électro-encéphalographique décelable.

Chez le chaton prématuré (moins de 80 grammes) (fig. 6 p.m.), il existe des périodes d'activité électrique nulle alternant avec des fuseaux réguliers de 7 à 10 c/s de 50 microvolts d'amplitude.

b) **Le sommeil calme - comportement.** L'état de veille est interrompu par des phases de repos où aucun mouvement n'est observé ni enregistré, mais il n'y a pas encore de posture de sommeil. Le tracé électro-myographique montre tantôt une abolition totale, tantôt une activité musculaire minime.

— **l'activité électro-encéphalographique** ne se modifie pas et reste identique à celle de l'état de veille. Ces phases de sommeil calme sont de très courte durée (une à deux minutes) et sont inconstantes les deux premiers jours.

La phase de sommeil calme sans activité E.M.G. coexiste avec la phase de sommeil calme avec activité E.M.G. jusqu'à la sixième semaine environ, où elle disparaît progressivement et totalement pour laisser place à la phase de sommeil calme avec activité musculaire qui correspond au sommeil avec ondes lentes corticales de l'adulte.

c) **Le sommeil « sismique » - comportement.** La veille et le sommeil calme sont interrompus par des phases de sommeil dont la durée moyenne augmente de jour en jour : brèves les deux premiers jours (1 à 3 minutes), elles peuvent durer 7 à 10 minutes à la fin du premier septenaire (fig. 3 schéma). Leur durée moyenne est de trois minutes. Ces périodes de sommeil comportemental

sont caractéristiques : après une courte phase de calme, l'animal présente des mouvements différents de ceux de la veille. Ce sont des **secousses** rapides de la tête accompagnées de mouvements des vibrisses, des oreilles, des paupières et parfois des **globes oculaires** ; des trémulations des membres portant sur la racine et les extrémités où l'on peut observer des mouvements de piano-tage des doigts ; des vermiculations du tronc et de la queue ; certains mouvements semblent plus adaptés : succion, déglutition, grattage. Enfin, des secousses globales du corps et des sursauts entraînent le déplacement du chaton et provoquent parfois son réveil.

En somme, ce sont des mouvements rapides que le plus souvent, le chaton est incapable d'accomplir spontanément à l'état de veille.

A ce stade, une stimulation auditive intense ne réveille pas le chaton ; pour cela, une stimulation somesthésique forte (pincement) est nécessaire. Le réveil se fait dans un sursaut ou progressivement par extension de la tête et des quatre membres avec bâillement, ou au contraire en flexion.

— **Le tracé polygraphique** révèle un ralentissement sensible du rythme cardiaque (250 pulsations-minute) ainsi qu'une abolition complète de l'activité électro-myographique, sauf lors des secousses où apparaissent des bouffées d'activité phasique. La respiration semble plus irrégulière, autour de 60 mouvements par minute. L'oculogramme n'enregistre aucun mouvement des yeux, les premiers jours de la vie, **alors qu'ils sont visibles cliniquement**. L'activité électro-encéphalographique ne varie pas et reste identique à celle de l'état de veille.

d) **Relations entre veille, sommeil calme, sommeil sismique.** Une période de sommeil sismique peut survenir immédiatement après l'éveil, de même que le sommeil calme avec ou sans activité musculaire. Ces différentes périodes comportementales, au cours de la première semaine, n'ont pas de rapport chronologique régulier. L'éveil représente 40 % de la durée totale de l'enregistrement polygraphique, le sommeil calme 10 à 20 %, le sommeil sismique 40 à 50 % (fig. 10 et 11).

II) La deuxième semaine (8 à 15 jours) (fig. 4).

Le début de la deuxième semaine de la vie est marqué par deux faits importants : l'ouverture des yeux et l'activité rapide corticale pendant le sommeil sismique.

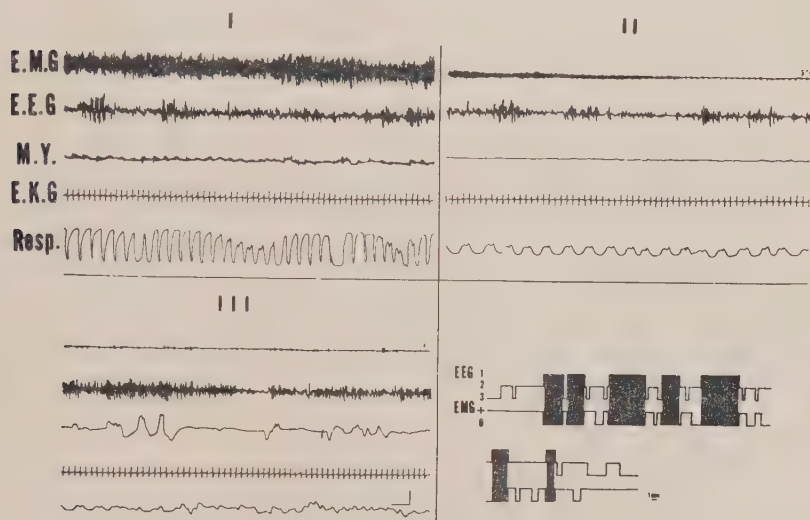


Fig. 4. — 12^e jour : Il n'y a pas de variation E.E.G. entre l'éveil (I) et le sommeil calme (II). Activité rapide (15-18 c/s.), en bouffées et mouvements rapides des yeux pendant le sommeil sismique (III).*

En bas, à droite : représentation schématique des trois stades de vigilance au cours d'un enregistrement de 90 minutes. Noter les phases de sommeil calme sans E.M.G. (échelle 1 minute).

En effet, au huitième jour, les paupières se décollent graduellement. Dès leur ouverture, les réflexes cornéen et photo-moteur sont obtenus, la vitesse de ce dernier est lente. La pupille est ronde, la conjonctive bleue. Elle garde cette couleur jusqu'au 25^e jour environ, date à laquelle elle pâlit et devient gris-bleuté. La coloration jaune apparaît vers le 30^e jour autour de la pupille pour gagner progressivement la périphérie. La couleur de la conjonctive adulte, jaune ou verte selon les individus, n'est totale que vers le quatrième mois.

a) **Eveil - aspect comportemental.** Vers le dixième jour, le chaton commence à prendre appui sur le train antérieur et à soulever l'abdomen qui touche toujours le sol. A la fin de la deuxième semaine, le déplacement est lent et encore instable, avec appui sur les quatre pattes, l'abdomen ne touche plus le sol, les membres postérieurs sont synchronisés avec les pattes antérieures,

Bien qu'il ait les yeux ouverts, le chaton ne présente pas d'orientation visuelle. L'orientation auditive débute pour les sons aigus. Le chaton réagit à la piqure ou au pincement par le retrait du membre stimulé et en tournant la tête du même côté.

— **aspect polygraphique** : le rythme cardiaque est encore rapide (230 pulsations-minute) à la fin de la deuxième semaine. La respiration est toujours irrégulière et rapide (80 mouvements-minute). Les mouvements spontanés des yeux sont peu nombreux, lents et de faible amplitude.

Le tracé électro-encéphalographique reste semblable à celui de la première semaine : activité électrique à 12-15 c/s, en bouffées irrégulières, d'une amplitude de 80 à 100 microvolts. L'activité des régions antérieures a une amplitude plus réduite que celles des régions occipitales. Au cours de l'hyper-éveil, on peut enregistrer une activité rapide en fuseaux de 15 à 18 c/s de 50 microvolts dont la durée est toujours inférieure à 20 secondes.

La réaction d'arrêt corticale est inconstante : elle se caractérise par une diminution de voltage du tracé, de courte durée (inférieure à 20 secondes).

b) **Le sommeil calme - comportement**. Les phases de sommeil calme persistent sans changement notable. Le chaton commence à adopter une **posture** de sommeil « en boule », les yeux fermés.

— **l'enregistrement polygraphique** montre la persistance de l'activité électrique avec fuseaux de 10 à 15 c/s, de 80 à 100 microvolts, pendant une à deux secondes, survenant 8 à 12 fois par minute. Le tracé est légèrement plus lent que celui de l'état de veille et les fuseaux sont moins nombreux, mais il n'y a aucune onde lente corticale, aussi bien pendant la phase de sommeil calme avec activité musculaire que sans activité musculaire.

c) **Le sommeil sismique - aspect comportemental** : au cours du second septenaire, les secousses paroxystiques, sursauts globaux du corps, diminuent et disparaissent, ne laissant persister que des secousses discrètes de la tête avec des mouvements des vibrisses, des oreilles, des globes oculaires ainsi que des mouvements fins des extrémités des pattes.

— **aspect polygraphique**. Contemporaine de la déhiscence palpébrale, l'activité électrique cérébrale recueillie au niveau des régions postérieures se modifie profondément : elle est constituée par une activité caractéristique en fuseaux de 15 à 18 c/s,

de 40 à 80 microvolts, survenant par bouffées de 2 à 3 secondes. Ces fuseaux, d'abord irréguliers (8-9^e jour), tendent à se régulariser et à fusionner en une **activité continue de haut voltage** (11-12^e jour). Ensuite, cette activité peut devenir plus microvoltée (20 microvolts) pendant de courtes périodes (15 à 20 secondes).

Au quinzième jour, l'**activité rapide continue est de bas voltage** (20 à 30 microvolts) **pendant toute la durée des phases du sommeil sismique qui peuvent atteindre 7 à 10 minutes**, alors qu'au cours de l'éveil la durée de l'activité rapide de bas voltage reste toujours inférieure à une minute.

L'électro-cardiogramme montre un ralentissement du rythme cardiaque (200 pulsations par minute), tandis que l'oculogramme indique que les mouvements des globes oculaires contemporains des sursauts de la tête au cours de la première semaine surviennent maintenant de façon indépendante. Ils sont rapides, horizontaux et verticaux et apparaissent isolés ou par salves d'une dizaine de mouvements, 6 à 8 fois par minute (fig. 9 b, c).

Cet état dure 5 à 10 minutes, les intervalles sont plus longs et plus réguliers (fig. 4, schéma).

Le pourcentage des différents états de vigilance est le suivant : éveil 30 à 35 % - sommeil calme sans E.M.G. 20 % - sommeil calme avec E.M.G. 10 % - sommeil sismique 40 à 50 % (fig. 10 et 11).

En somme, le phénomène caractéristique de la seconde semaine post-natale est l'apparition d'une activité rapide cérébrale, continue, de bas voltage pendant toute la durée du sommeil sismique, alors qu'au cours de l'éveil, on ne peut enregistrer que de très courtes périodes, phasiques, « d'activation corticale ».

III) De la troisième à la sixième semaine (fig. 5).

a) **Eveil - comportement.** Pendant la troisième semaine, le chaton perfectionne rapidement ses acquisitions comportementales et électro-encéphalographiques : la marche n'est plus hésitante mais aisée ; c'est la promenade (walking) de TILNEY et CASA-MAYOR.

A partir du 21^e jour, date à laquelle apparaît l'orientation visuelle, d'abord horizontale, puis verticale, à quelques heures d'intervalle, le comportement de l'animal évolue rapidement. (cf.

Tableau p. 35). Au 23^e jour, il s'assoit sur le train postérieur, puis se gratte l'oreille avec la patte arrière (24 jours), fait sa toilette

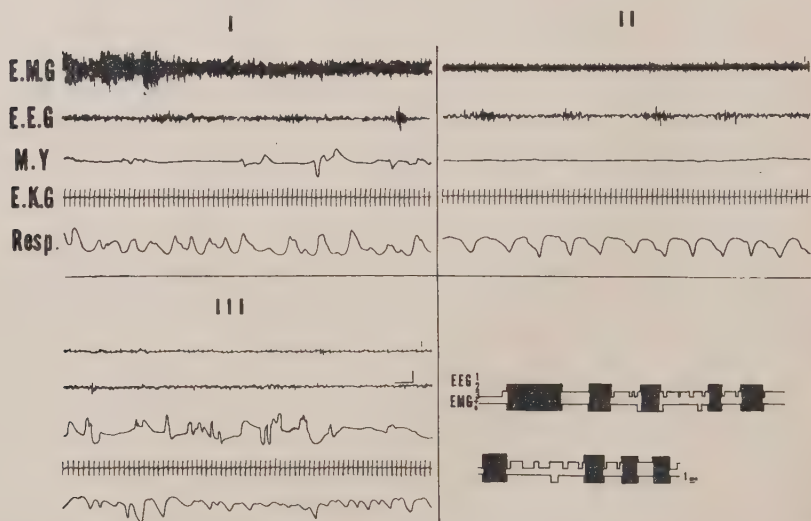


Fig.5. — 21^e jour ; Activité rapide de bas voltage pendant le sommeil*ismique (III) avec M.R.Y. semblables à ceux de l'adulte, tandis que pendant l'éveil (I) il persiste encore quelques fuseaux. En bas, à droite : périodicité des différents états pendant 105 minutes (échelle : 1 minute).

en passant sur le museau la patte antérieure préalablement léchée (26 jours), opération qui dure quelques secondes les premières fois, puis devient de plus en plus longue.

Au 27^e jour, il touche avec la patte avant tout ce qui passe à sa portée (c'est la « pawing reaction » de TILNEY) et commence à jouer ainsi avec ses congénères ou avec sa mère. Le même jour, il gratte la sciure avant de déféquer. Il court au 29^e jour et grimpe le long de la porte grillagée de la cage, jusqu'en haut, au 30^e jour. Les jours précédents, le chaton se met debout sur les pattes arrière contre la grille mais ne grimpe pas. L'apparition de cette réaction est remarquablement fixe et permet d'une manière certaine, de donner l'âge d'un chaton dont on ignore le jour de sa naissance.

Il boit seul, spontanément, dans une tasse au 32^e jour, mange de la viande au 34^e jour. Au 42^e jour, il se tapit à l'affût et après un temps de préparation — piétinement des pattes arrière — bondit sur un objet le plus souvent imaginaire en se déplaçant latéralement, le dos rond, par petits sauts des quatre pattes.

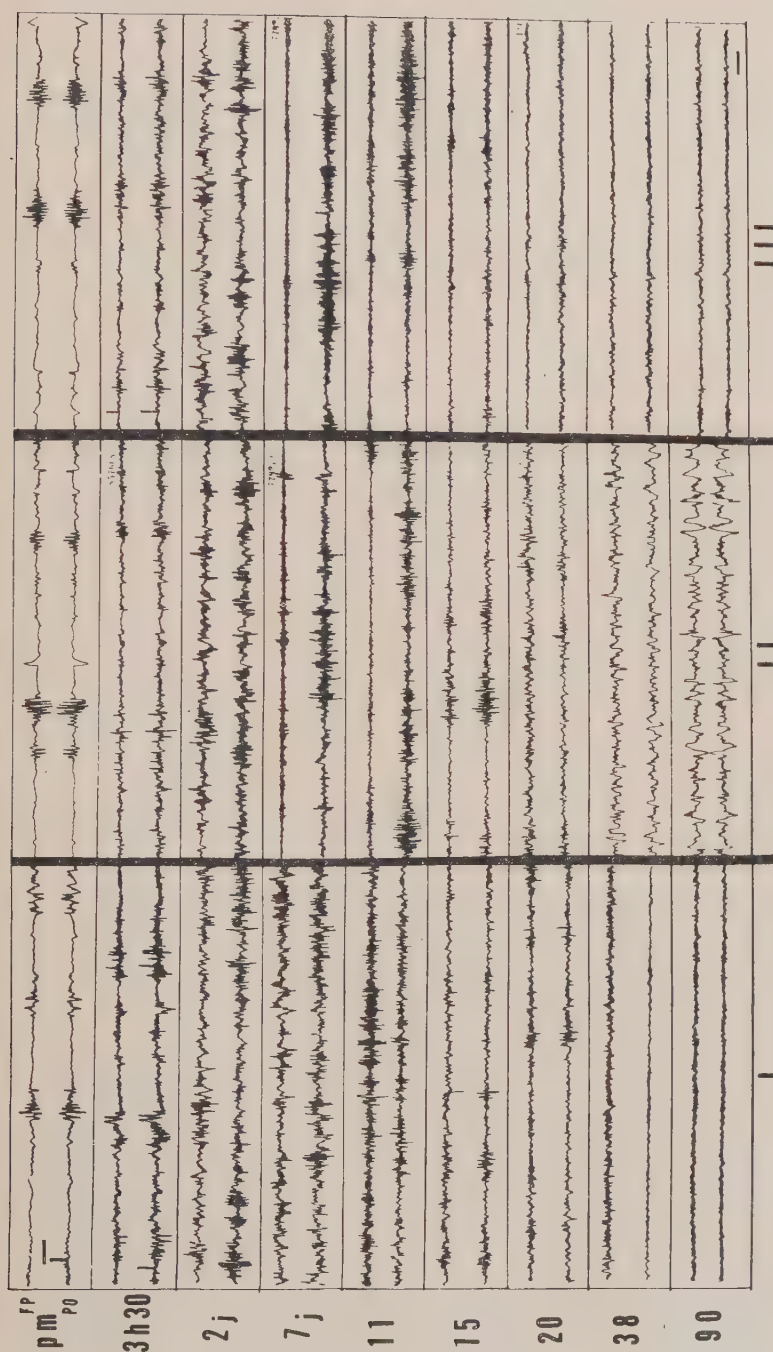


Fig. 6. — Evolution de l'activité E.E.G. au cours des trois stades de vigilance : Eveil (I) - Sommeil calme (II) - Sommeil sismique (III) de la naissance à 90 jours. Pour chaque âge, la première ligne représente l'activité cérébrale enregistrée au niveau de la suture coronale, la deuxième ligne représente l'activité occipitale, p.m. : chafon prématuré (poids 50 gr).

Les premiers jours, il n'y a pas de variation E.E.G. au cours des trois états.

— A partir du 7^e jour : activité rapide (15-18 c/sec.) de haut voltage pendant le sommeil sismique.

— A partir du 15^e jour : activité rapide continue de **bas voltage** pendant le sommeil sismique.

— A partir du 20^e jour : activité à 5-6 c/sec. pendant le sommeil calme, qui se raréfie progressivement. Disparition des fuseaux au cours du sommeil lent et début d'activation corticale au cours de l'éveil.

Le clignement à la menace se retrouve constamment à partir du 43^e jour.

Enfin, vers le 50^e jour, le chaton « boxe » : se dressant sur les pattes arrière, il tape avec les pattes avant sur les doigts que l'on présente ou se bat de cette façon avec les autres chatons.

Ainsi, en trois semaines, le chaton a acquis toutes les réactions essentielles pour vivre seul, loin de sa mère.

— **le tracé électro-encéphalographique** de veille évolue peu à peu vers l'état adulte (fig. 5 1, 6 et 7). L'activité électrique

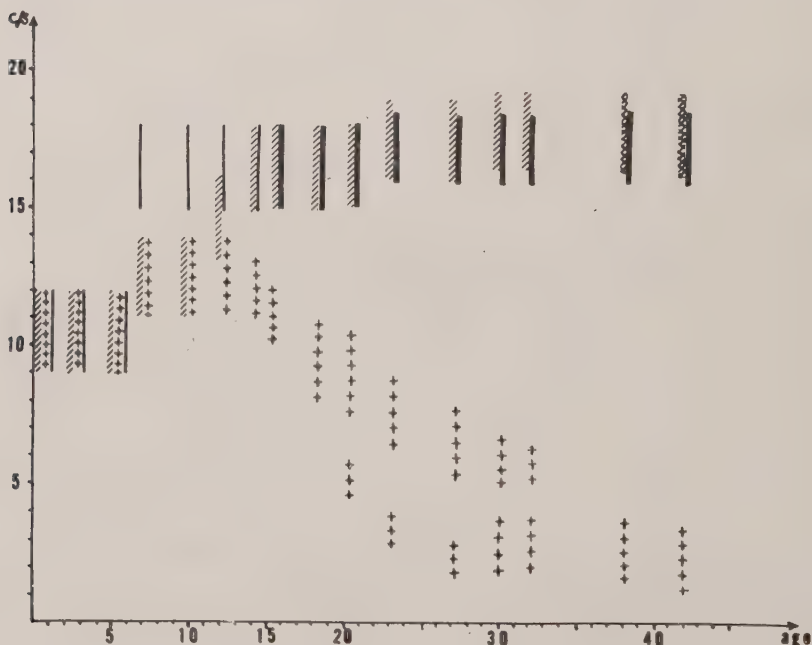


Fig. 7. — Représentation schématique de l'évolution des fréquences du corticogramme au cours des trois états : Eveil (hachures obliques) - Sommeil calme (croix) - Sommeil sismique (traits noirs verticaux) en fonction de l'âge en jours.

— ordonnée : fréquence ; — abscisse : âge en jours.

augmente de fréquence (18 à 20 c/s) pendant l'éveil intense, mais n'est pas microvoltée. A la fin de la cinquième semaine, la « réaction d'arrêt » — activité rapide (20 à 25 c/s) de bas voltage, continue — devient tonique : sa durée peut être supérieure à une ou deux minutes. Elle est alors semblable à celle de l'adulte. La durée de l'état de veille par rapport au temps d'enregistrement varie peu (25 %).

b) **Le sommeil calme - à l'endormissement**, fréquemment, on

observe une activité comportementale stéréotypée : léchage des pattes antérieures et du museau, « le chaton fait sa toilette ». Puis il adopte une posture de sommeil « en boule » ou « à plat ventre » les paupières closes, les membranes nictitantes relâchées avec parfois des mouvements pendulaires, lents, des globes oculaires.

— **l'enregistrement électro-encéphalographique** montre un ralentissement progressif de l'activité électrique corticale au cours des 3^e et 4^e semaines ; de 7 à 9 c/s au 21^e jour, elle s'abaisse à 2-4 c/s avant la fin du premier mois. Les ondes lentes sont amples, de 150 à 200 microvolts, irrégulières, polymorphes, survenant dès l'endormissement.

Les fuseaux à 10-12 c/s, présents depuis la naissance, **disparaissent au cours de la 3^e semaine**, laissant la place aux ondes lentes. Ils ne réapparaissent, réguliers à 12 c/s, que vers la fin de la sixième semaine, à l'endormissement. Il existe donc une période de 3 semaines au cours de laquelle les fuseaux corticaux disparaissent.

Les ondes lentes sont enregistrées pendant la phase de sommeil calme, aussi bien avec que sans activité musculaire. Le sommeil lent sans E.M.G. diminue et disparaît vers le 45^e jour. Il ne persiste alors que la phase de sommeil calme avec ondes lentes corticales et activité électro-myographique des muscles de la nuque ; elle ressemble, en tous points, au sommeil télencéphalique décrit chez l'adulte.

c) **Le sommeil sismique - Le comportement** du chaton au cours de la phase du sommeil sismique devient identique à celui observé chez le chat adulte pendant la phase « paradoxale » ou rhombencéphalique du sommeil (P.R.S.) décrite plus haut.

— **Sur le tracé polygraphique**, l'activité cérébrale est rapide, à 25-30 c/s, continue, de 20 à 30 microvolts, tandis que l'activité E.M.G. des muscles de la nuque est totalement abolie. Le plus souvent, le rythme cardiaque se ralentit, la respiration est irrégulière. Cette phase a une durée de 8 à 10 minutes et revient de façon périodique 4 à 5 fois par heure, ce qui représente 30 à 40 % du temps d'enregistrement. A 90 jours, cet état survient une à deux fois par heure, à la même durée, soit 20 à 25 %. L'éveil représente 25 %, le sommeil calme, 50 à 55 % (fig. 10 c et 11).

Ainsi, le comportement et l'activité électrique cérébrale du jeune chat au cours des différents états de vigilance sont semblables à ceux de l'animal adulte, à l'âge de trois mois.

CHATON DÉCÉRÉBRÉ

a) **Comportement - éveil** : à la fin de l'intervention pratiquée avant l'âge de 9 jours, on observe par moments une extension de la nuque et du train antérieur, aisément vaincue à la flexion passive. **Il n'y a pas de rigidité.** Mis sur le dos, le chaton a des mouvements de « pédalage » des pattes antérieures, mais ne se retourne pas en décubitus ventral. La réaction posturale ne réapparaît qu'environ 24 heures après l'opération, encore est-elle lente et difficile. Il existe des périodes de calme et d'agitation où le chaton se déplace droit devant lui, rapidement. La « crawling approach » avec balancement de la tête a disparu.

Remis avec la mère, il ne cherche pas la mamelle, ne tète pas lorsque le tétou est mis dans la bouche. Cependant, le réflexe de déglutition est obtenu facilement si l'on place du liquide sur la langue. Il crie plus fréquemment que les chatons du même âge. Il réagit à la stimulation nociceptive (pincement) par un cri et par le retrait du membre stimulé et sursaut de tout le corps.

La déhiscence palpébrale se produit à la même date que les animaux intacts de la même portée. Opéré après l'âge de 9 jours, le chaton présente une rigidité en extension de la nuque et du train antérieur tout comme l'adulte (WEED) (47).

— **sommeil.** L'observation du chaton décérébré met en évidence la phase de sommeil sismique identique à celle du chaton normal, avec les mêmes secousses de la tête et du corps, et, fait paradoxal, de nombreux mouvements de succion et de déglutition qui sont rarement observés à l'état de veille. A la fin de la deuxième semaine, les sursauts disparaissent comme chez le chaton intact.

b) **L'enregistrement polygraphique** confirme l'observation : l'activité électromyographique des muscles de la nuque, richement fournie pendant l'éveil, est complètement abolie au cours du sommeil sismique. L'activité électrique recueillie au niveau de la voûte crânienne en avant de la section du tronc cérébral, mon-

tre une activité en fuseaux irréguliers, de 6 à 12 c/s, de 50 microvolts d'amplitude. Elle ne présente aucune variation au cours des différents états de vigilance (fig. 8).

L'électro-cardiogramme révèle une bradycardie importante et permanente à 100 pulsations par minute (au lieu de 250 chez le chaton normal), peu réactive aux stimuli nociceptifs, mais s'abaisse encore très nettement pendant le sommeil sismique. Ce ralentissement persiste trois à quatre jours après la décérébration. Le rythme respiratoire est plus lent, très irrégulier, avec des pauses de quelques secondes. Le pourcentage de sommeil sismique est de 40 % de la durée d'enregistrement.

Les contrôles histologiques ont montré que la section du tronc cérébral, en avant des « colliculi superior » était totale chez quatre chatons.

éveil

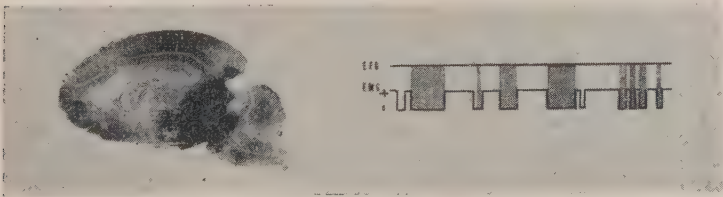
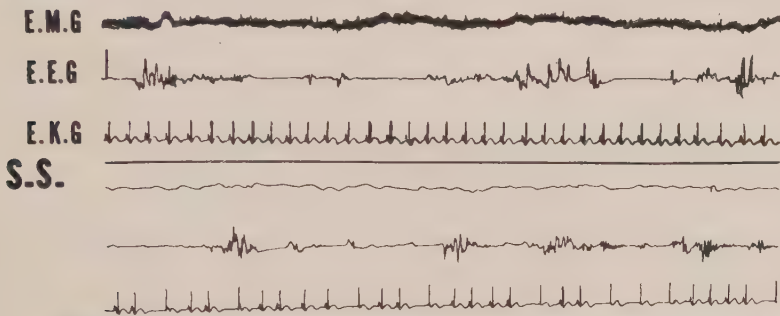


Fig. 8. — Chaton décérébré : âge : 6 jours : il n'y a pas de variation E.E.G. pendant l'éveil et le sommeil sismique. Abolition de l'E.M.G. de la nuque et bradycardie importante pendant le sommeil sismique (S.S.).

En bas, à gauche : coupe sagittale du cerveau : la section du tronc cérébral est totale en avant des tubercules quadrijumeaux supérieurs. En bas, à droite : périodicité édes phases de sommeil avec secousses pendant un enregistrement de 60 minutes.

TROISIÈME PARTIE

DISCUSSION

- ASSIMILATION SOMMEIL SISMIQUE ET P.R.S.
 - PHYSIOLOGIE DE LA P.R.S.
 - ANALOGIE AVEC LA PHASE DES MOUVEMENTS OCULAIRES DE L'HOMME.
-

DISCUSSION

A) DISCUSSION DES TECHNIQUES

Nous avons rapporté ici, les résultats obtenus chez l'animal entièrement élevé en cage depuis sa naissance. Nous avons vu l'influence de ces conditions d'élevage sur la courbe pondérale : pour la plupart d'entre eux, retard important surtout marqué à partir de la troisième semaine. Ceci pose le problème de la validité de nos résultats acquis chez de tels animaux.

Cependant, il nous a été donné d'observer et d'enregistrer de jeunes animaux nés en liberté et amenés au laboratoire à différents âges, de quelques jours à trois mois. La comparaison des résultats montre qu'il n'y a pas de différences visibles, malgré l'écart pondéral, entre ces deux groupes d'animaux, pour l'alternance veille-sommeil, tout au moins jusqu'à 3 mois.

Les conditions d'enregistrement furent celles du chat adulte : seul dans une cage partiellement insonorisée. Pour un nouveau-né cela pourrait paraître artificiel, mais l'observation attentive et prolongée des chatons avec la mère montre les mêmes résultats.

La notion d'adulte. Cette notion est définie par la possibilité qu'a l'animal de pourvoir à ses besoins et de se reproduire (15 à 18 mois pour le chat selon GROS). A l'âge de 3 mois, le chaton n'est donc pas adulte au sens strict du terme mais, est cependant capable de pourvoir à ses besoins, et son tracé électro-cortico-graphique est très voisin de celui de l'animal adulte. C'est dans ce sens que nous avons employé ce terme « adulte ».

Nous insisterons tout particulièrement sur les difficultés rencontrées au cours de cette étude. Tout d'abord, la constance de l'observation pluri-quotidienne des jeunes animaux, la patience au cours des enregistrements où le chaton est long à s'endormir et fait sauter ses électrodes comme par plaisir !

Du point de vue purement technique, l'anesthésie au Nembutal a été abandonnée car elle s'est révélée trop périlleuse chez le nouveau-né ; l'anesthésie à l'éther ou la simple anesthésie locale à la Novocaïne semblent être les meilleurs procédés.

L'implantation nécessite des électrodes très fines, vissées dans la voûte crânienne encore cartilagineuse. Il est malaisé de les fixer avec le minimum de résine acrylique. Ainsi, l'accroissement du volume crânien n'est pas contrarié par ce « casque » de ciment. Malgré ces précautions, une nouvelle intervention s'impose à la troisième semaine pour remplacer les électrodes décollées.

L'étude du devenir du chaton décérébré à la naissance, nous paraît très intéressante et mériterait un examen plus approfondi que celui auquel nous nous sommes livrés. En effet, le chaton décérébré avant la fin du premier septenaire, conserve une motricité voisine de celle du chaton intact, tandis que celui opéré après 9 jours ressemble à l'animal adulte. Les secousses musculaires du sommeil sismique paraissent évoluer dans le même sens que chez l'animal normal. Malheureusement, un obstacle sérieux est représenté par le « nursing » très important et par là même, fort prenant de ce genre de préparation dont nous avons déjà parlé. Il nous a permis cependant de garder un chaton décérébré pendant 20 jours.

B) DISCUSSION DES RÉSULTATS

L'étude du sommeil de l'animal nouveau-né et de son évolution dans le temps permet :

1) d'assimiler le sommeil du chaton à celui du chat adulte selon des critères anatomiques, comportementaux et électro-encéphalographiques.

2) de mieux connaître la physiologie de la P.R.S. — son cycle dans le temps — sa nature, sa fonction chez l'animal et

3) son analogie avec la phase des mouvements oculaires chez l'homme et son rapport avec l'imagerie visuelle onirique.

I. — Assimilation du sommeil du chaton à celui de l'adulte.

a) **Sommeil sismique.** Nous avons vu (cf. rappel sommeil de

l'adulte) les caractéristiques de la phase rhombencéphalique du sommeil de l'animal adulte :

- Abolition de l'activité électromyographique des muscles cervicaux postérieurs.
- Activité rapide corticale.
- Mouvements rapides des yeux.
- Origine pontique.

Les critères suivants permettent d'assimiler la phase de sommeil sismique au sommeil « rapide » de l'adulte :

1. **Critères anatomiques.** La présence de phases de sommeil sismique chez les chatons pontiques, dont l'allure polygraphique est identique en tous points à celle observée chez le chaton normal, démontre le **rôle suffisant** de la partie caudale du tronc cérébral, dans l'apparition de cet état de sommeil. Cependant, nous n'avons pu démontrer le **rôle nécessaire** joué par la Formation Réticulée Pontique, chez le chaton, car il n'a pas été possible d'effectuer des lésions suffisamment précises et étendues compatibles avec une survie prolongée. En effet, à notre connaissance, il n'existe pas d'atlas stéréotaxique du cerveau du chaton aux différentes étapes de son développement. Les repères stéréotaxiques de l'adulte, compte tenu du volume réduit du crâne du chaton, ne peuvent lui être appliqués. Nous sommes cependant parvenus à détruire une partie de la région pontique, mais la lésion n'était pas suffisamment étendue pour supprimer le sommeil sismique.

2. **Critères comportementaux.** La similitude des signes somatiques et végétatifs du sommeil sismique du chaton avec ceux du sommeil rapide de l'adulte est frappante :

— **Les mouvements rapides des yeux** ont été observés dès le premier jour post-natal à travers les paupières closes. Ils sont à ce stade presque contemporains des mouvements des vibrisses et des secousses de la tête ; il est alors difficile de les enregistrer soit à cause des artéfacts dus aux mouvements de la tête, soit parce que le potentiel cornéo-rétinien a une amplitude trop faible du fait de l'immaturité rétinienne. Dès le septième jour par contre, leur aspect oculographique ressemble à celui de l'adulte avant même que la déhiscence palpébrale soit accomplie (fig. 9). Le problème des mouvements rapides des yeux est particulière-

ment intéressant ; cependant, nous l'envisagerons dans le chapitre « Analogie avec la phase des mouvements oculaires de l'homme ».

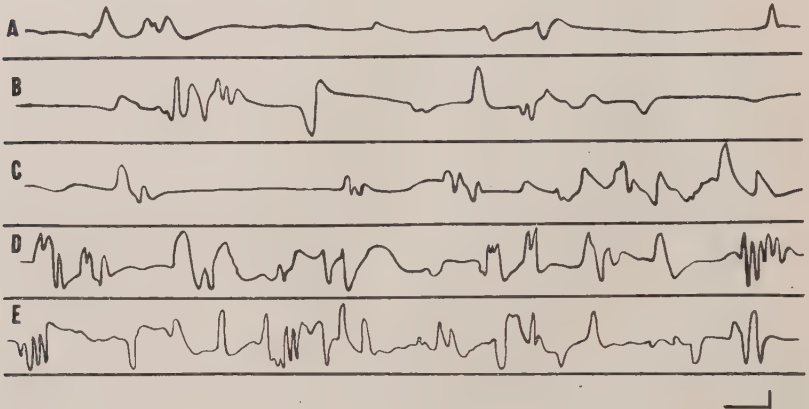


Fig. 9. — Evolution des mouvements des yeux pendant le sommeil sismique en fonction de l'âge :

A : 3 jours.

B : 7 jours (avant la déhiscence palpébrale).

C : 11 jours.

D : 15 jours.

E : Adulte.

Echelle de tracé : 1 seconde - 50 microvolts. Dérivation bipolaire enregistrée de part et d'autre de l'orbite osseuse.

— **Les mouvements des vibrisses** et les petits mouvements des doigts, des oreilles, de la queue sont similaires à ceux observés chez l'adulte. Il est rare d'observer de telles secousses globales du corps chez l'adulte. On peut néanmoins les voir au cours des phases paradoxales de récupération après une privation élektive de cet état de sommeil pendant une quinzaine de jours. Elles s'observent également chez le chat pontique chronique adulte (JOUVET et al., 1962 a). Le problème des secousses n'est pas sans intérêt ; car elles disparaissent vers le 15^e jour, au même moment qu'apparaissent la coordination des mouvements lors de la marche chez le chaton normal, et la rigidité chez le chaton décérébré. Le mécanisme de tels soubresauts reste encore inconnu : on peut admettre que les influences motrices descendantes extrapyramidales peuvent forcer le passage de la formation réticulée inhibitrice au niveau spinal. Pour expliquer leur disparition, on pourrait admettre que le cervelet, la voie rubro-spinale ou le faisceau pyramidal entrent en fonction à partir de cet âge.

— **Tonus musculaire.** Sa disparition constitue chez le chat adulte, l'index comportemental absolu de la phase paradoxale.

Chez le chaton de moins d'un mois, cet index est moins absolu, car, si l'abolition de toute activité musculaire est constante au cours de chaque sommeil sismique (mises à part les bouffées d'activité phasique apparaissant lors des secousses globales), par contre il n'est pas rare de l'observer au cours du sommeil calme (voir infra).

— **Variations végétatives.** Elles sont constantes et beaucoup plus nettes que chez l'adulte. La bradycardie est remarquable et s'observe aussi bien chez le chaton décérébré que normal. Contrairement au chat adulte, on n'a pas observé de tachycardie au cours de cet état. Ceci pose le problème de l'origine de telles variations : augmentation du tonus vagal ou diminution du tonus sympathique qui seul semble exister à la naissance (rythme cardiaque à 300 pulsations-minute).

Nous n'avons pas pu effectuer, faute de temps et surtout de matériel, l'étude de drogues agonistes et antagonistes des deux systèmes ortho- et para-sympathiques qui nous aurait permis d'orienter le débat.

L'accélération et l'irrégularité respiratoires sont également beaucoup plus nettes que chez l'adulte.

Ces variations végétatives sont tellement évidentes que, souvent, on peut juger de l'état de sommeil du chaton uniquement sur le caractère polygraphique.

A tous ces critères, nous pouvons ajouter celui de la « profondeur » du sommeil, car bien que le sommeil sismique ait des apparences de sommeil léger, il est très difficile d'éveiller un chaton à ce stade, alors que des stimulations plus faibles l'éveillent facilement au cours du sommeil calme. Là aussi, comme chez l'adulte, ce sommeil sismique apparaît bien paradoxal.

3. **Critères électro-encéphalographiques** (fig. 6, III). Ils doivent être considérés selon l'âge du chaton :

— **La première semaine** en effet, l'activité corticale ne varie pas au cours des différents stades comportementaux de vigilance. La présence de fuseaux de 10 à 12 c/s alternant avec une activité très microvoltée, est caractéristique et a été retrouvée chez tous nos animaux. Bien que de tels éléments n'aient pas été décrits par de nombreux auteurs (GROSSMAN, 1955) (LIBET et al., 1941) (13) (27) chez le chaton nouveau-né dans des conditions d'expérimentation aiguë (curarisation ou anesthésie), d'autres auteurs par

contre, les ont retrouvés dans des conditions chroniques (MARLEY et KEY) (27, 28) associés à une activité de 1 à 3 c/s de très bas voltage que nous n'avons pas observée.

On sait qu'à la naissance, seules les synapses axo-dendritiques des régions superficielles du cortex sont bien développées, « identiques en tous points à celles du chat adulte » tandis que les cellules nerveuses ne possèdent pas d'articulations synaptiques (PURPURA, 1961) (36). Le mécanisme d'apparition de ces fuseaux pourrait être en relation avec ces synapses.

L'absence de réactivité électro-encéphalographique au cours de la première semaine, lors des différents stades de vigilance, soulève également de nombreux problèmes : il semble que l'on puisse l'expliquer par l'état d'« immaturation » du cortex. Celui-ci ne répond, en effet, par des ondes rythmiques régulières de 10 à 14 c/s, similaires aux fuseaux, qu'aux agents convulsivants et à toute stimulation du thalamus ou de la formation réticulée, aussi bien à des fréquences lentes qu'aux fréquences rapides qui provoquent une « activation » chez l'adulte (PURPURA) (36, 37).

— **Vers le huitième jour**, apparaît une différenciation électro-encéphalographique au cours du sommeil sismique, caractérisée par une activité électrique rapide à 20 c/s, de grande amplitude, puis de bas voltage au quinzième jour. C'est également à cet âge qu'a été notée, au cours du sommeil, l'apparition, au niveau de l'hippocampe dorsal, d'une activité thêta, régulière, qui contraste avec l'activité irrégulière de l'éveil (CADILHAC et al., 1961) (3, 4, 5).

Pour hypothétique que soit toute tentative de corrélation entre l'activité électrique corticale et le degré d'organisation neuronique et gliale du cortex, il est intéressant de noter que l'apparition d'une activité E.E.G. rapide au cours du sommeil est contemporaine du développement des dendrites basales des cellules pyramidales et des cellules étoilées profondes, ainsi que des synapses axo-somatiques (PURPURA) (36, 37) (MARTY, 1962) (29). Il se pourrait ainsi que ces structures aient quelques rapports avec l'activité rapide corticale de la phase rhombencéphalique du sommeil.

Par contre, l'activation corticale d'éveil n'est pas encore nette et durable au cours de la deuxième semaine puisqu'on n'observe que de courtes phases (inférieures à une minute) d'activité rapide, de bas voltage, lors des stimulations intenses sensorielles.

Ces faits permettent ainsi de différencier les structures responsables de l'activité rapide corticale de la P.R.S. de celles responsables de l'« activation » corticale d'éveil. Une telle différenciation avait déjà été notée chez le chat adulte avec lésions du tronc cérébral permettant de supprimer électivement l'une ou l'autre de ces activités (JOUVET, 1962) (18, 19). De tels résultats avaient conduit à émettre l'hypothèse que l'activité corticale au cours de la phase rhombencéphalique du sommeil était due à un système ascendant différent du Système Réticulé Activateur Ascendant responsable de l'activation d'éveil. Ces faits observés chez le chaton sont en faveur de cette hypothèse.

Les données de l'histologie ne permettent cependant pas de décrire l'apparition de nouvelles structures corticales lorsque survient une activation corticale durable d'éveil.

b) Sommeil calme.

1. **Son aspect comportemental** permet aisément de l'assimiler à la phase de sommeil lent de l'adulte : absence de mouvement spontané, respiration calme et régulière.

Cependant, en l'absence de différenciation électro-encéphalographique entre les états de veille et de sommeil, les 2 premières semaines, toutes les périodes sans mouvements ont été assimilées au sommeil calme ; il se peut que parmi ces phases de repos, il y ait des périodes d'éveil « relaxé » comme chez l'adulte qui est immobile mais a un tracé électrique cortical de veille.

Ceci mis à part, certaines caractéristiques sont intéressantes à discuter : **l'activité électrique des muscles de la nuque.** Chez l'adulte, on l'a vu, il persiste toujours une activité E.M.G. de la nuque au cours du sommeil lent. Par contre chez le chaton, jusqu'à la sixième semaine, cette activité est tantôt conservée, tantôt abolie pendant cette phase de sommeil. Il nous a semblé que les phases de sommeil calme sans activité musculaire étaient en rapport avec la posture de sommeil de l'animal.

Au cours des premières semaines, en effet, le chaton dort dans n'importe quelle position : décubitus ventral, latéral ou dorsal. Dans les conditions normales, il se trouve contre la mère ou entouré de ses congénères qui le réchauffent. Nos conditions d'enregistrement dans une ambiance chaude à 30° C permettent également toutes ces positions. C'est dans la posture en décubitus

dorsal que s'observe le plus souvent, l'abolition de l'activité électrique des muscles de la nuque qui se trouve ainsi relâchée au maximum.

Progressivement, le chaton va adopter la position en décubitus ventral, la tête entre les pattes avant, ou bien, si la température ambiante est basse, la position « roulé en boule », caractéristique de l'animal adulte. Dans cette posture, il persiste toujours une activité musculaire au niveau de la nuque pendant le sommeil calme. Il semble ainsi que cette posture de sommeil lent soit acquise au cours du développement ontogénétique et qu'elle puisse avoir des rapports avec les mécanismes de lutte contre le froid.

2. L'activité électro-encéphalographique (fig. 6. II). Alors que pendant les trois premières semaines de la vie, les activités électro-corticales d'éveil et de sommeil calme sont comparables, à la quatrième semaine apparaît une activité spécifique caractérisée par des ondes lentes de haut voltage plus nettes que chez l'adulte. L'apparition de ces ondes lentes coïncide, au point de vue chronologique, avec l'aspect définitif des potentiels évoqués visuels $\frac{3}{4}$, et avec l'acquisition d'un réflexe d'orientation visuelle. Il semble bien ainsi que cette activité lente soit contemporaine de l'achèvement de l'organisation corticale.

Ainsi, l'évolution électro-encéphalographique permet également de différencier l'activité en fuseaux qui s'observe dès la naissance, de l'activité d'ondes lentes qui parachève la maturation corticale. Nous avons vu que chez le chat adulte totalement néo-décortiqué, les ondes lentes ne s'observent plus au niveau des structures sous-corticales. La complexité de l'organisation du cortex après la troisième semaine ne permet pas de déterminer les éléments présidant à leur apparition.

* Nous allons résumer brièvement l'évolution des potentiels évoqués somesthésiques, visuels et auditifs telle que l'a fort bien décrite MARTY dans sa thèse de sciences. En effet, nous n'avons pas jugé utile de reprendre cette étude, déjà réalisée par différents auteurs en expérimentation aiguë, et difficilement réalisable en expérimentation chronique, car l'emplacement relatif des électrodes par rapport à la surface corticale peut varier avec le développement du volume crânien au cours de l'ontogénèse.

Potentiels évoqués visuels. Chez le chaton, anesthésié ou non anesthésié et curarisé, la stimulation lumineuse provoque régulièrement, dans les jours qui suivent la naissance, une double réponse électro-corticale : une composante A, évidente dès le deuxième jour, de grande amplitude et de latence élevée ; et une composante B, constante au cinquième jour, d'amplitude minime et de latence inférieure.

Au cours de l'évolution de cette double réponse, la composante B devient un potentiel « primaire », cependant que la composante A s'atténue ou se confond avec celle qui précède.

La stimulation du nerf optique confirme l'existence de cette double réponse, en la mettant en évidence dès la naissance, et la nature « primaire » de la composante B.

Les réponses provoquées par la stimulation visuelle peuvent se classer topographiquement en deux catégories : la double réponse caractérise l'aire visuelle classique, la composante B est le

potentiel « primaire ». En dehors de cette région, sur une vaste surface comprenant le gyrus suprasylvien et la partie voisine de l'aire auditive, il est possible d'enregistrer une réponse « extra-primaire », négative, de longue latence, qui, au terme de son évolution, est identique aux potentiels associatifs décrits chez l'animal adulte.

La myélinisation des voies optiques est probablement le facteur initial de l'accroissement de la vitesse de conduction, le long de ces voies. Elle est pratiquement terminée au début de la quatrième semaine (22^e jour, au niveau de la lame criblée). La fin de la myélinisation des voies optiques coïncide avec l'aspect adulte des potentiels évoqués visuels (21^e jour).

Potentiels évoqués somesthésiques. La stimulation mécanique ou électrique de la patte antérieure met en évidence l'existence de réponses évoquées dans les derniers jours de la gestation. Ces potentiels négatifs et de grande amplitude, ont une latence courte (50 à 80 m-s) les premiers jours. Vers le début du deuxième mois la latence de ce potentiel évoqué atteint sa valeur définitive.

Ainsi, ces expériences confirment la rapidité de maturation des réponses somesthésiques et leur précocité. Elles s'accordent avec celles du comportement.

Potentiels évoqués auditifs. La stimulation sonore ne provoque de réponses électro-corticales qu'au début de la deuxième semaine néo-natale. Mais celles-ci, par leurs caractères, expriment d'emblée le développement bousillé des voies de conduction et de l'écorce cérébrale dans le système auditif. Leur date d'apparition s'explique par le fonctionnement tardif des récepteurs de la cochlée.

Il ressort donc de cette comparaison que l'entrée en fonction des trois systèmes n'est pas simultanée. Prénatale pour la somesthésie, elle est postérieure à la naissance pour l'audition et la vision. La vision et l'audition, tributaires de récepteurs complexes, se développent probablement selon un processus identique, caractérisé par le fonctionnement tardif des récepteurs par rapport à celui des voies de conduction et des centres. La somesthésie, dont l'activité peut s'exercer en l'absence de récepteurs spécialisés, obéit sans doute à des règles de développement différentes.

II. — Physiologie de la phase rhombencéphalique du sommeil.

a) Cycles de la phase rhombencéphalique du sommeil.

1. **Avant la naissance.** L'existence de phases de repos et partant, l'existence de phases de sommeil au cours de la vie fœtale posent des problèmes difficiles à résoudre, tant techniques que d'interprétation.

Cependant, au cours de la gestation, des mouvements du fœtus existent indiscutablement. Ils apparaissent, chez le chaton, à la fin du premier mois de la vie intra-utérine (CORONIOS, 1931) (8) ; ce sont d'abord des mouvements simples au 26^e jour : extension de la tête, sursauts de tout le corps ; au 29^e jour après la fécondation : flexion et roulement de la tête, flexion-extension du train antérieur, vermiculations (« serpentine twists ») de tout le corps et ouverture-fermeture de la mâchoire. Au 30^e jour, des mouvements de succion sont observés, et à partir du 38^e jour, les mouvements deviennent plus complexes.

Il est bien difficile d'affirmer que ces mouvements sont ceux de la veille ou ceux du sommeil sismique. Cependant, d'après la description de CORONIOS, certains se rapprochent, à notre avis, de ceux observés chez le chaton nouveau-né au cours du sommeil sismique ; en effet, ces trémulations, vermiculations, flexion-extension des pattes, ces sursauts sont très rapides, ce que le chaton éveillé est bien incapable d'accomplir.

D'autres faits plaident en faveur de cette hypothèse :

— des enregistrements électro-encéphalographiques et polygraphiques ont été pratiqués chez l'embryon de poulet. L'apparition de l'activité électrique cérébrale au 13^e jour de l'incubation a été décrite par GARCIA-AUSTT (1954) (12) ;

— l'alternance veille-sommeil de l'embryon de poulet et du poussin a été étudiée par notre camarade, le Docteur M. KLEIN (24) : quelques jours avant la date prévue de l'éclosion, la coquille brisée au niveau de la poche à air, laisse apparaître la tête du poussin ; de fines électrodes métalliques sont implantées entre la voûte crânienne encore cartilagineuse et la dure-mère ainsi qu'au niveau des muscles de la nuque et sur le pourtour de l'orbite pour l'oculogramme ; l'électro-cardiogramme est également enregistré.

Comportementalement, le poussin présente des périodes où l'on observe des mouvements rapides des yeux, quelques sursauts de la tête et des mouvements d'ouverture-fermeture du bec. Le tracé polygraphique montre une abolition du tonus des muscles cervicaux et une bradycardie très nette ; l'activité électrique cérébrale reste inchangée : il n'y a pas de variations entre les phases de calme et celles de mouvements. L'activité électrique cérébrale rapide apparaît après la naissance, quand le poussin ouvre les yeux.

Il semble donc que, in ovo, des phases analogues au sommeil sismique existeraient ; in utero, le problème n'est pas encore tranché mais le doute subsiste en sa faveur.

2. Après la naissance :

— **Le cycle de la phase « paradoxale » au cours du sommeil** sera envisagé dans le chapitre suivant « Nature de la P.R.S. ».

— **Le cycle journalier.** Dès la première heure de la vie extra-utérine, le chaton enregistré dans des conditions physiologiques, a des phases de sommeil « sismique » typiques, de courte durée, rapprochées les unes des autres (7 par heure et même plus), qui sont pratiquement les seules périodes de sommeil (85 à 90 % du sommeil comportemental) le premier jour. Le cycle veille-sommeil est très court.

Les jours suivants, ces périodes de sommeil s'espacent et deviennent plus longues. Leur apparition périodique est régulière,

et ne semble dépendre, les premières semaines de la vie, que de la prise de nourriture. En effet, l'influence de la nourriture paraît certaine. Si l'on désire enregistrer un chaton seul, pendant plus de 2 heures, il est nécessaire de lui donner à manger plusieurs fois au cours de l'enregistrement, sinon il reste constamment éveillé. Il est d'ailleurs remarquable d'observer une portée de chatons avec leur mère, dormant ensemble, pêle-mêle les uns sur les autres : le sommeil sismique ne survient pas au même moment dans toute la portée ; les secousses et les sursauts de l'un peuvent réveiller les autres qui se rendorment aussitôt ou cherchent la mamelle pour se substanter ; là, le sommeil sismique peut les surprendre, la gueule restant accrochée au mamelon avec parfois des mouvements de succion.

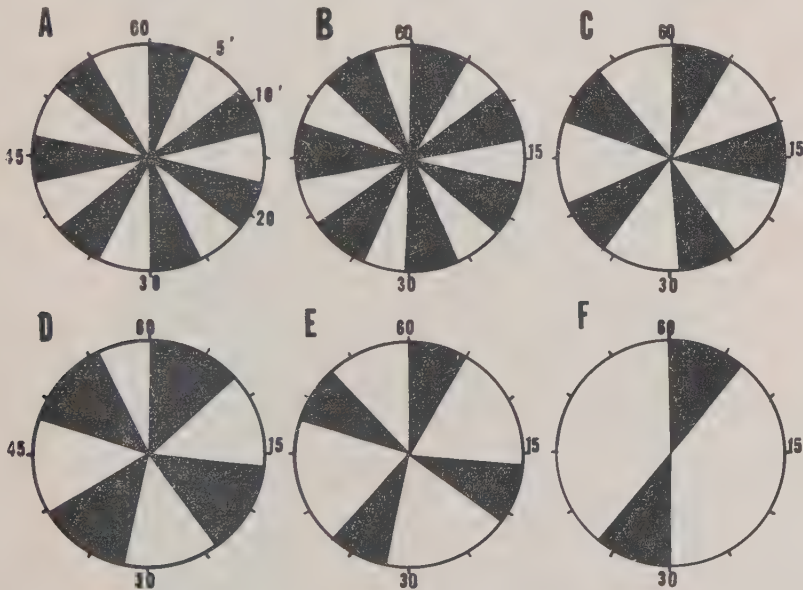


Fig. 10. — Diagramme représentant l'évolution de la périodicité du sommeil sismique. Chaque cadran représente le nombre de phases de sommeil sismique qui peuvent survenir dans une heure. Les aires noires représentent la durée moyenne de ces phases de sommeil, les aires blanches l'intervalle moyen entre les phases de sommeil.

A : 1 ^{re} semaine	durée moyenne S.S. : 4'	Intervalle moyen : 4'40"
B : 2 ^e semaine	— — — 4'44"	— — — 4'
C : 1 ^{er} mois	— — — 5'	— — — 7'08"
D : 2 ^e mois	— — — 7'47"	— — — 8'12"
E : 3 ^e mois	— — — 4'55"	— — — 11'05"
F : Adulte	— — — 6'20"	— — — 23'40"

Les mécanismes expliquant cette influence des repas peuvent être de deux ordres :

— mécaniques, diminution des stimuli éveillants (réplé-

tion gastrique) ;

— métaboliques, glycémie, digestion, etc...

— **Le cycle selon l'âge.** De la naissance à l'âge adulte, le pourcentage du sommeil sismique par rapport au temps d'enregistrement baisse plus ou moins régulièrement : 75 % le premier jour, puis 40 à 50 % jusqu'à la sixième semaine. A cette date, il s'abaisse progressivement à 22 %, taux de sommeil rapide de l'animal adulte, atteint à l'âge de 90 jours (fig. 10).

La courbe de l'évolution du pourcentage de P.R.S. n'est pas

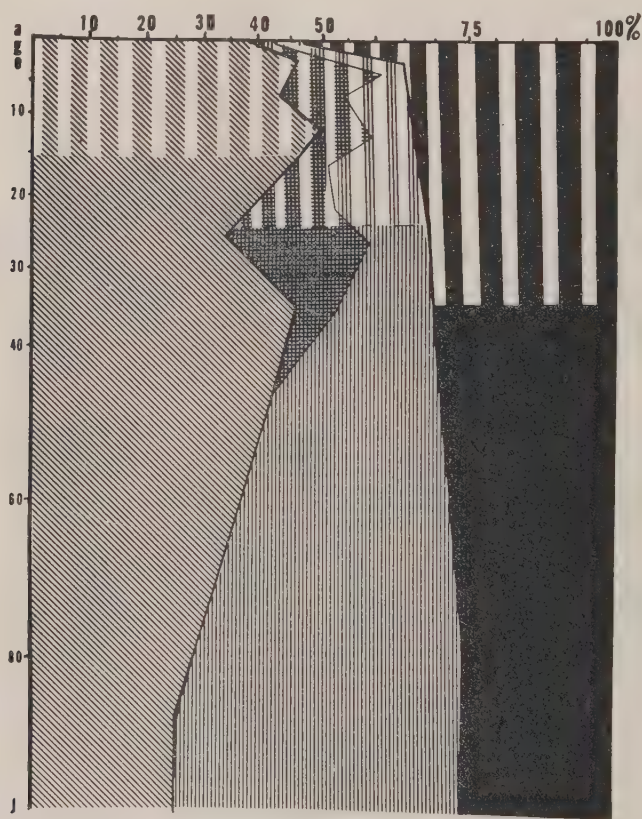


Fig. 11. — Diagramme schématisant l'évolution post-natale du pourcentage des états de vigilance au cours d'une durée d'enregistrement de 3 heures.

Hachures verticales : « Sommeil calme » avec activité E.M.G. de la nuque.

Croisillons : « Sommeil calme » sans activité E.M.G. de la nuque.

Hachures obliques : « Sommeil sismique ».

La limite entre le fond continu et les bandes blanches verticales représente l'âge à partir duquel l'aspect de l'activité cérébrale devient semblable à celui de l'adulte pour chaque état.

Abscisse : pourcentage relatif de chaque état pour un enregistrement de 3 heures.

Ordonnée : âge en jours.

linéaire : elle accuse des variations dont les causes ne sont pas encore bien évidentes (fig. 11).

Relation avec le sevrage. L'amorce de la diminution du pourcentage de sommeil sismique coïncide avec le début du sevrage : le chaton commence à boire seul le lait, à lécher puis mastiquer les aliments solides, au cours de la cinquième semaine. La nourriture n'est donc plus uniquement lactée.

Ce fait a été constaté, plus net encore, chez le jeune ruminant (D. JOUVET et VALATX, 1962) (16), (RUCKEBUSCH) (41). Pendant les trois premiers mois de la vie, l'agneau se nourrit exclusivement de lait ; les tracés polygraphiques montrent des P.R.S. comportementales et électro-encéphalographiques typiques, totalisant 10 % du temps d'enregistrement. A partir du sevrage, ce taux s'abaisse à 2,5 % ; les phases paradoxales sont toujours typiques, ont la même durée, mais surviennent plus rarement.

Les modifications métaboliques dues au sevrage chez le ruminant sont particulièrement importantes : les nutriments glucidiques subissent une dégradation plus accentuée : passage des oses du stade monogastrique aux acides gras volatils à courte chaîne, principalement l'acide propionique et l'acide acétique, au stade polygastrique.

— **Le cycle chez l'adulte.** Le cycle journalier est très variable d'un jour à l'autre ; il dépend de nombreux facteurs : nourriture, température extérieure, bruit, cohabitation, etc... Cependant, dans les conditions moyennes d'enregistrement : — seul, rassasié, dans une cage partiellement insonorisée à laquelle il est habitué, — l'animal présente assez régulièrement ces périodes de « sommeil rapide », une à deux fois par heure pendant six minutes). Ceci pendant la journée.

Aussi paradoxal que cela puisse paraître, il n'y a pas, à notre connaissance, d'étude statistique sur le cycle nocturne veille-sommeil-P.R.S. du chat adulte normal. Ce fait semble dû aux difficultés techniques d'enregistrement automatique au cours de la nuit. Cette étude est en cours actuellement au Laboratoire du Pr. JOUVET.

b) Nature de la P.R.S.

Le sommeil de l'animal adulte normal paraît être un « continuum » évoluant par cycles : (éveil) - endormissement - sommeil lent - P.R.S. - - - sommeil lent - P.R.S. - - - (éveil ou) sommeil lent - P.R.S., etc...

Les phases de sommeil rapide n'apparaissent qu'après un stade obligatoire plus ou moins prolongé de sommeil lent. Cependant, il semble que l'on puisse dissocier les deux états du sommeil : le « sommeil rapide » ne survenant plus inexorablement après le sommeil calme mais isolément après n'importe quel stade de vigilance.

Plusieurs arguments plaident en faveur de cette hypothèse :

— **l'étude du sommeil du chaton.** Dès la naissance, des états de sommeil sismique sont observés et enregistrés soit immédiatement après un stade comportemental d'éveil, soit après une période de sommeil calme, très réduit les premiers jours de la vie. A l'âge de huit jours, date à laquelle apparaît, au cours du sommeil sismique, l'activité en fuseaux rapides (16 à 18 c/s) de haut voltage au niveau du cortex, le début de cette phase est aisément décelable sur le tracé électro-encéphalographique sans attendre les premiers mouvements : en moins d'une minute le chaton peut passer de l'éveil au sommeil sismique.

Avec l'âge, de moins en moins, le sommeil sismique apparaît aussitôt après l'éveil : le sommeil prend l'aspect de celui de l'animal adulte, cyclique.

— **La privation élective de P.R.S. chez l'animal adulte,** pendant plusieurs jours, sans supprimer pour autant le sommeil lent (l'animal est installé sur un îlot qu'il ne peut quitter et où il peut s'accroupir et somnoler sans jamais reposer la tête) est telle que, dès la fin de celle-ci, l'animal éveillé amorce aussitôt, sans phase de sommeil lent préparatoire, une période de sommeil rapide ; celle-ci, avec ses secousses, ses soubresauts, ses trémulations de tout le corps, ressemble à celle observée chez le chaton avant l'âge de quinze jours ; il est aussi difficile de l'interrompre. La durée en est augmentée ; elle se reproduit très fréquemment, occupant 80 % de la première heure de récupération.

Un délai de quarante-huit heures est nécessaire pour que le rythme de sommeil redevienne normal. Ce délai paraît résumer de façon frappante l'évolution des deux états de sommeil du cha-

ton, de la naissance à l'âge adulte (D. JOUVET et al. com. pers.).

— **Section du tronc cérébral.** L'animal pontique chronique ne présente plus que des périodes d'atonie musculaire avec mouvements des yeux latéraux nystagmiformes, variations végétatives cardio-respiratoires, et, au niveau de la formation réticulée pontique, une activité rythmique à 4-6 c/s, accompagnée d'ondes monophasiques groupées en pseudo-fuseaux à 6-8 c/s, de haut voltage. Ces phases assimilables à la P.R.S. de l'animal entier (cf. supra), surviennent périodiquement, d'une façon très régulière et représentent les seules phases de repos de ce genre de préparation.

— **Chez l'homme,** l'enregistrement électro-encéphalographique et polygraphique de sujets atteints de narcolepsie (RECHTSCHAFFEN et al., 1963) (37 bis) (JOUVET, com. pers.) a montré que ces accès de sommeil, accompagnés d'une résolution complète du tonus musculaire, d'apparition soudaine et périodique, précédés par un besoin irrésistible de dormir, correspondent à des phases rhombencéphaliques du sommeil avec tous leurs critères comportementaux et électro-encéphalographiques. Il n'y a pas de phase de sommeil lent avant ces accès.

Ainsi, il apparaît que la Phase Rhombencéphalique du sommeil est un état particulier de vigilance possédant ses structures propres ; elle survient périodiquement, indépendante des autres stades de vigilance et représente la seule forme de sommeil du nouveau-né ; elle est intégrée, progressivement avec la maturation du système nerveux, dans le sommeil de l'adulte, située après le stade de sommeil profond avec ondes lentes cérébrales, mais elle reste, cependant, dissociable des autres phases de sommeil sous certaines conditions ; son déclenchement périodique demeure encore mystérieux.

On peut alors se demander quelle est la fonction de cet état si bien individualisé et caractérisé.

c) **Fonction du sommeil sismique.**

La situation des structures nerveuses responsables de l'enclenchement du sommeil sismique, au niveau de la formation réticulée pontique, en avant des centres respiratoires et cardio-régulateurs, en arrière de la formation réticulée responsable de l'activation

corticale au cours de l'éveil d'une part, et d'autre part, le pourcentage élevé de cet état, suggèrent une fonction bien définie et, à coup sûr, importante.

Malheureusement, en l'absence d'expérimentation portant sur la suppression de cet état et son influence sur le comportement du jeune animal, nous sommes réduits à émettre de simples hypothèses.

1. Le sommeil sismique est la seule forme de sommeil du chaton les premiers jours de la vie. Peut-on parler de sommeil « réparateur » pour cet état particulier où existent des mouvements si nombreux, avec la même signification que pour le sommeil lent de l'adulte? Un nouveau-né se fatigue-t-il au point d'avoir besoin d'un sommeil réparateur?

L'adulte a une activité somatique importante pendant la veille, il est logique et classique de penser que le sommeil calme avec ondes lentes, « répare » la fatigue corporelle, repose le soma.

Il n'en est pas de même, chez le nouveau-né qui a une activité somatique fort réduite, se bornant à la prise de nourriture; l'activité digestive est, parcontre, au premier plan. On a montré (RUCKEBUSCH, thèse de sciences, Lyon 1963) (41), au cours du sommeil rapide chez le ruminant, la disparition du rythme des contractions gastriques (fait paradoxal si l'on pense que le sommeil rapide a une composante cholinergique). Cette phase représente, pour cet auteur, le sommeil viscéral distinct du sommeil somatique et du sommeil cérébral.

Ainsi, nous pourrions envisager, avec de nombreuses réserves, que le sommeil sismique serait la phase de repos du tractus digestif; le « sommeil réparateur viscéral », seul présent à la naissance — pour le chaton — puisque l'activité digestive est la seule activité de l'animal nouveau-né. Plus tard, avec l'acquisition de la marche (3^e semaine), l'activité somatique devient de plus en plus importante, le sommeil lent se développe parallèlement.

2. L'importance du sommeil sismique (40 à 50 % de la durée d'enregistrement) à la naissance et au cours des premières semaines de la vie — période où le nouveau-né s'adapte à la vie extra-utérine, acquiert toutes les réactions nécessaires à sa survie, en un mot, où il apprend les bases de son comportement qui, une fois adulte, ne seront plus que des automatismes —, permet d'évoquer sa relation avec l'apprentissage.

Selon TINBERGEN (44) : « l'apprentissage — qu'il ne faut pas confondre avec les processus de croissance et de maturation auxquels est soumis chaque être vivant — est un processus ayant son origine dans les centres nerveux et donnant naissance à des modifications plus ou moins durables des mécanismes du comportement inné, sous l'influence du monde extérieur » (44).

L'expression « processus de maturation » est vague et mal définie. Peut-on dire qu'un chaton s'assoit ou mange seul parce que les structures nerveuses responsables de ces actes entrent en fonction, ou bien, parce que certaines structures anatomiques étant matures, le chaton peut les accomplir soit par hasard, soit en voyant ses congénères faire la même chose?

Certaines réactions peuvent entrer dans la première catégorie des processus de croissance : réaction posturale, réaction de succion, marche, réaction d'orientation visuelle. Par contre, toutes celles qui apparaissent à partir de la quatrième semaine, sont à

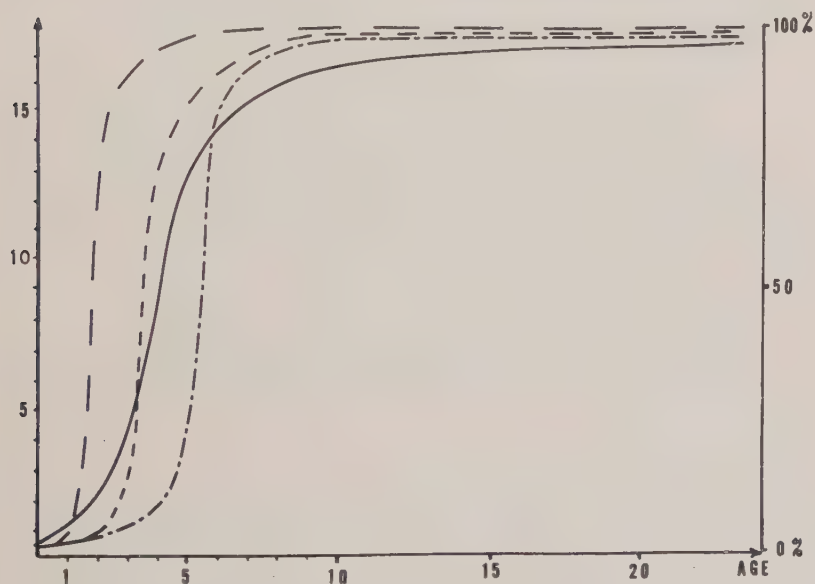


Fig. 12. — Essai de schématisation pour comparer l'évolution de l'activité cérébrale et l'évolution du comportement en fonction de l'âge en semaines. En ordonnées,
à droite : échelle du degré de maturité de l'activité E.E.G. en pourcentage de celle de l'adulte (100 %).
à gauche : échelle arbitraire du degré de maturité du comportement du chaton basée sur les différentes acquisitions comportementales apparaissant en fonction de l'âge (cf. texte).
Trait continu : comportement.
Trait discontinu — — — E.E.G. sommeil sismique.
Pointillé - - - E.E.G. sommeil calme.
Trait-pointillé — — — E.E.G. Eveil.

notre avis, des processus d'apprentissage : s'asseoir, toilette, grattage de la sciure, clignement à la menace, etc... Ce dernier qui paraît être un réflexe absolu chez l'adulte, est en fait un réflexe conditionné, donc appris. Il apparaît tardivement au 43^e jour, bien après la réaction de recul au même stimulus : approche rapide d'un objet devant les yeux, sans solliciter le réflexe cornéen.

Pour mieux expliciter cette hypothèse, nous avons essayé d'établir une comparaison entre la maturation de l'activité électrique cérébrale et l'évolution du comportement du chaton (fig. 12). Nous voyons que l'activité cérébrale au cours du sommeil sismique, a l'aspect adulte (supérieur à 80 %) à la fin de la 2^e semaine ; que les courbes de l'évolution comportementale et celles de l'activité corticale au cours du sommeil calme sont sensiblement les mêmes. Cela montre ainsi que l'acquisition de la majorité des réactions nécessaires à la vie est contemporaine de la maturité du néo-cortex qui est le support indispensable à cette acquisition. On constate aussi que durant cette période, se situe le pourcentage maximum de sommeil sismique (40 à 50 %) qui pourrait être, à notre avis, le substratum nécessaire pour fixer irréversiblement cet apprentissage.

Il est bien évident que la corrélation statistique entre le sommeil sismique et l'apprentissage n'est pas probante, mais semble aussi valable que celle des mouvements des yeux ou des variations végétatives avec l'imagerie visuelle onirique et les variations végétatives de l'émotion que l'on peut ressentir au cours du rêve.

III. — Analogie avec la phase des mouvements oculaires (fig. 13).

Nous rappellerons brièvement les divers stades du sommeil de l'homme adulte, au point de vue électro-encéphalographique, puis nous envisagerons les cycles des sommeils au cours de la nuit, le rapport de la phase des mouvements oculaires avec l'activité onirique, et le sommeil du nouveau-né humain.

La classification des stades électriques du sommeil est empruntée à DEMENT et KLEITMAN (1957) (11) :

— Stade I : Après l'endormissement marqué par le morcel-

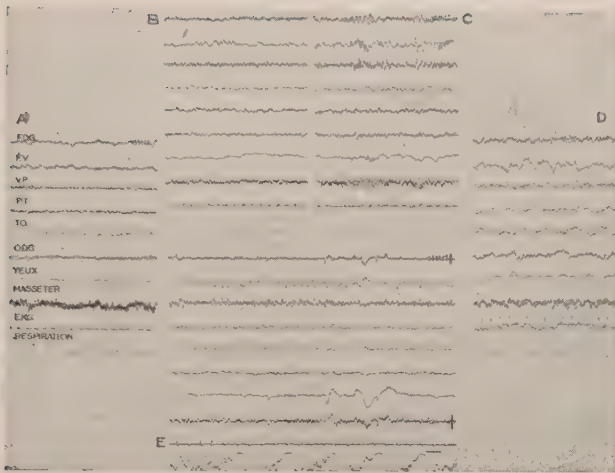


Fig. 13 a

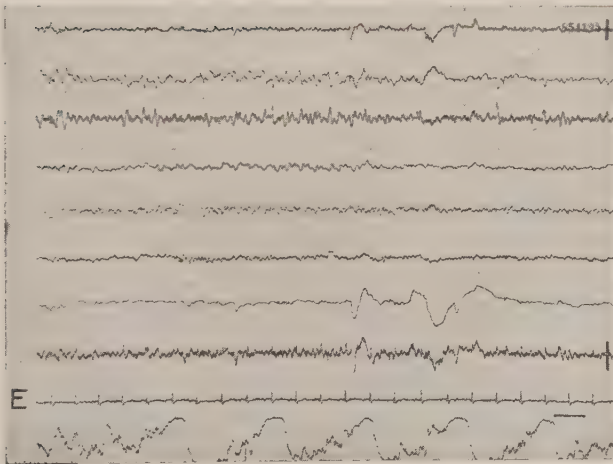


Fig. 13 b

Fig. 13. — Homme adulte.

a - A : Eveil relaxé.

B : Stade I.

C : Stade II.

D : Stade III-IV.

E : Phase des mouvements oculaires.

b - Détail de la Phase des Mouvements oculaires.

F.D.G. : Dérivation frontale droite - frontale gauche.

F.V. : Fronto-vertex.

V.P. : Vertex-pariétal.

P.T. : Pariéto-temporal.

T.O. : Temporo-occipital.

O.D.G. Occipito-occipital droit-gauche.

Calibrage : 1 seconde - 50 microvolts.

lement du rythme alpha, le stade I est caractérisé par son activité de bas voltage, sans fuseaux ; il n'y a pas de mouvements oculaires, le seuil d'éveil est très bas.

— Stade II : L'activité en fuseaux apparaît sur un fond d'activité rapide et de bas voltage ; c'est à ce stade que sont recueillis les complexes K, au niveau des régions antérieures.

— Stade III : Intermédiaire, caractérisé par l'apparition d'ondes lentes, de haut voltage, auxquelles s'associent encore quelques fuseaux.

— Stade IV : Présence d'ondes delta de grande amplitude.

— Phase des mouvements oculaires (P.M.O.) : activité de bas voltage, absence totale de fuseaux, de complexes K lors des stimulations auditives ; au niveau des régions postérieures, il existe, parfois, une activité identique à celle de l'alpha avec cependant une amplitude moindre, à laquelle s'associe une activité plus régulière toujours de bas voltage à 5-6 c/s. Il n'y a pas d'activité rapide comme pendant la réaction d'arrêt. Au niveau des régions antérieures, on remarque la présence d'ondes lentes à 2-3 c/s ayant une allure triangulaire en forme de « dents de scie ». Ces ondes ne sont pas contemporaines des mouvements des yeux (JOUVET et al., 1960) (23).

Cette phase dure 15 à 30 minutes ; les intervalles sont supérieurs à 30 minutes : elle se répète 2 à 4 fois dans une nuit.

Au cours de cette phase, les mouvements des yeux sont caractéristiques : rapides, nystagmiformes, irréguliers, apparaissant isolés ou par salves, ils marquent le début et en signalent la fin par leur disparition. C'est l'index le plus fidèle.

On constate des mouvements discrets des commissures labiales et des doigts. Les variations respiratoires sont constantes chez tous les sujets, tantôt accélération — cas le plus fréquent — tantôt ralentissement. Les variations du rythme cardiaque sont moins constantes.

Cycle. - Du coucher du sujet, quelque soit l'heure, jusqu'à une heure du matin, les premiers stades (I à IV) alternent les uns aux autres. La phase des mouvements oculaires survient au cours de la deuxième partie de la nuit. La première P.M.O. succède à un stade IV ou III ; puis les suivantes alternent avec les stades II et plus rarement III. A la fin de la nuit, il est rare d'enregistrer des ondes lentes.

Quand on réveille les sujets au cours de cette phase, la plupart (60-70 %) raconte une activité onirique. Les réveils au cours des autres stades ne révèlent qu'un pourcentage minime (10 %) de rêves. Cette activité onirique est presque toujours, si ce n'est exclusivement, rapportée à une imagerie visuelle.

Il est alors intéressant de poser le problème du rapport des mouvements rapides des yeux (M.R.Y.) au cours de cette phase avec l'imagerie visuelle du rêve.

Certains auteurs (ROFFWARG et al., 1962) (40) pensent qu'il existe une corrélation étroite. Cependant, des M.R.Y. identiques ont été enregistrés au cours de phases paradoxales chez des sujets présentant un syndrome de décortication, qui n'avaient donc plus de perceptivité visuelle.

De plus, une étude récente sur le sommeil du nouveau-né humain (ROFFWARG et al., comm. pers.) portant sur des sujets âgés de 1 à 5 jours, enregistrés pendant quatre heures entre deux prises de nourriture, montre deux stades au cours du sommeil. Ils sont nettement différenciés aux points de vue électro-encéphalographique et comportemental :

— Stade I : caractérisé par une activité de bas voltage, rapide, parfois asynchrone. Le tracé est indistinguable de celui de l'éveil cependant, quelques ondes lentes de moyenne amplitude apparaissent au cours de l'éveil, durant de courtes périodes.

— Stade II : de haut voltage, plus lent avec des fuseaux de 10 à 14 c/s., des complexes K et des pointes brèves. Ce stade est l'équivalent du stade II ou II - III de l'adulte.

On peut observer le **passage direct** de l'éveil au stade I. C'est au cours de ce stade que l'on voit et enregistre les mouvements rapides des globes oculaires. Ils sont, la plupart du temps, synchrones et conjugués ; quelquefois disconjugués en strabisme divergent. Ils apparaissent en bouffées ou isolés, séparés par des périodes de repos. Les mouvements verticaux et les bouffées nystagmiformes sont plus nombreux que ceux de l'adulte.

Les variations cardio-respiratoires sont nettes et caractéristiques de ce stade. La moyenne des rythmes cardiaque et respiratoire baisse au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la prise de nourriture (fait également observé chez le chaton).

De nombreux mouvements du corps sont observés : sourire,

grimace, cris brefs, succion, fines trémulations des membres, sursauts du corps. Les mouvements de succion semblent être un témoin fidèle de cette phase, très fréquents au début et la fin.

Le cycle est en moyenne de 60 minutes (90 minutes chez l'adulte). Quatre à six phases surviennent dans les 4 heures de l'enregistrement ; leur durée est assez variable (2 à 57 minutes), en moyenne 30 minutes, ce qui représente 50 % du temps. Ce pourcentage élevé à la naissance diminue progressivement, au cours de l'enfance.

Ainsi, le nouveau-né présente des phases de sommeil avec mouvements oculaires, presque identiques à celles de l'homme adulte. Peut-on dire que le nouveau-né humain a une activité onirique avec imagerie visuelle? Il est bien difficile de l'affirmer.

En conclusion, il est parfois téméraire de vouloir transposer chez l'homme, les résultats obtenus chez l'animal. Cependant, dans le cas particulier du sommeil, il semble qu'il y ait, malgré certaines différences, une analogie très étroite entre la phase rhombencéphalique du sommeil de l'animal et la phase des mouvements oculaires de l'homme :

— Même apparition à la naissance, avant les autres formes de sommeil ;

— Mêmes manifestations comportementales et végétatives aussi bien à la naissance qu'à l'âge adulte ;

— Même activité électrique de bas voltage ;

— Mêmes structures nerveuses responsables de son déclenchement.

Seule l'activité onirique ne peut être montrée chez le nouveau-né humain et chez l'animal.

RÉSUMÉ

I) L'évolution des activités corticales et musculaires au cours de l'éveil et des différents états de sommeil, a été étudiée chez des chatons porteurs d'électrodes chroniquement implantées au niveau du cortex et des muscles de la nuque.

II) Cette évolution permet de reconnaître 3 périodes au point de vue électro-encéphalographique et comportemental :

a) Au cours de la première semaine post-natale, l'activité corticale ne varie pas lors des différents états de vigilance. Cependant, l'observation des animaux et l'enregistrement polygraphique permettent de reconnaître en plus de l'état d'éveil, deux comportements de sommeil : le premier, avec secousses musculaires appelé « sommeil sismique », est caractérisé par une disparition totale de l'activité électro-myographique de la nuque, un ralentissement du rythme cardiaque, des secousses globales du corps ou des extrémités ainsi que des mouvements rapides des yeux. Cette phase qui peut survenir immédiatement après l'éveil, constitue 40 à 50 % d'une période d'enregistrement et environ 90 % du sommeil comportemental. L'autre phase de sommeil appelée « sommeil calme » est inconstante. Elle ne s'accompagne d'aucune secousse musculaire.

b) Au cours de la deuxième semaine, des différenciations électro-encéphalographiques commencent à apparaître. Une activité rapide corticale persiste au cours du « sommeil sismique » alors que de très brèves activations phasiques s'observent au cours de l'éveil. Pendant le « sommeil calme », il persiste une activité corticale en fuseaux et l'activité musculaire de la nuque dépend alors de la posture de l'animal.

c) Après le 20^e jour, les deux phases de sommeil ressemblent à celles des chats adultes : la transition se fait insensiblement entre la phase du « sommeil sismique » et la phase paradoxale du

sommeil de l'animal adulte, tandis que la phase de sommeil calme évolue vers la phase de sommeil lent avec conservation de l'activité musculaire de la nuque et apparition d'ondes lentes de haut voltage.

III) Des données établies sur le chaton décérébré à la naissance, révèlent que la partie caudale du tronc cérébral suffit à l'apparition du sommeil sismique.

IV) Ces données sont confrontées aux résultats acquis chez le chat adulte. Elles révèlent que le sommeil paradoxal doit être distingué comme un phénomène qualitativement différent et ontogénétiquement plus ancien que l'état de sommeil lent. D'autre part, il apparaît que les structures responsables de l'activité rapide pendant le sommeil paradoxal entrent en jeu plus précocement au cours de l'évolution post-natale que les structures responsables de l'activation corticale d'éveil. Enfin, l'activité électrique lente semble être contemporaine de l'achèvement de la maturation corticale.

CONCLUSIONS

L'étude de l'évolution ontogénétique des différents états de sommeil du chaton permet de tirer les conclusions suivantes :

1) L'existence à la naissance d'une seule phase de sommeil, le « sommeil sismique », caractérisé par une abolition totale du tonus musculaire de la nuque, un ralentissement du rythme cardiaque, des secousses globales de tout le corps ainsi que des mouvements rapides des yeux. Il n'y a pas de variations électro-encéphalographiques au cours de cet état par rapport à la veille.

C'est la première forme de sommeil apparaissant au cours de l'ontogenèse.

2) Le sommeil sismique est l'équivalent chez le chaton, de la phase rhombencéphalique du sommeil de l'animal adulte (P.R.S.).

3) A la fin de la première semaine, la durée du sommeil sismique est similaire à celle de la P.R.S. de l'adulte, seul l'intervalle entre les phases de sommeil est abaissé, expliquant le pourcentage élevé (50 %) de ce sommeil par rapport à la durée d'enregistrement, chez le chaton.

4) Les structures nerveuses et les voies ascendantes responsables de l'activité rapide au cours du sommeil sismique sont différentes de celles de l'éveil, confirmant ainsi les résultats acquis chez le chat adulte.

5) La phase rhombencéphalique du sommeil est considéré comme un phénomène qualitativement différent et ontogénétiquement plus ancien que l'état de sommeil lent. Elle peut survenir indépendamment des autres stades de vigilance sous certaines conditions.

Vu et permis d'imprimer

LYON le 12 Novembre 1963

Le Doyen,
J.F. CIER

Le Président de la Thèse,
H. HERMANN.

Le Recteur, Président du Conseil de l'Université,
P. LOUIS.

BIBLIOGRAPHIE

1. ASERINSKI E. and KLEITMAN N. — A motility cycle in sleeping infants as manifested by ocular and gross bodily activity. *J. appl. Physiol.*, 1955, **8** : 11-18.
2. BATINI C., MAGNI F., PALESTINI M., ROSSI G.F. and ZANCHETTI A. — Neural mechanisms underlying the enduring E.E.G. and behavioral activation in the midpontine pretrigeminal cat. *Arch. Ital. Biol.*, 1959, **97** : 12-25.
3. CADILHAC J., PASSOUANT-FONTAINE Th. et PASSOUANT P. — Le développement de l'activité électrique de l'hippocampe chez le chaton de la naissance à 60 jours. *C.R. Soc. Biol.*, 1961, **155** : 2414-16.
4. CADILHAC J. et PASSOUANT-FONTAINE TH. — Décharges épileptiques et activité électrique de veille et de sommeil dans l'hippocampe au cours de l'ontogenèse. In Passouant (Editeur). *Physiologie de l'hippocampe*. Centre National de la Recherche Scientifique, 1962 : 429-442.
5. CADILHAC J., PASSOUANT-FONTAINE Th et PASSOUANT P. — Modifications de l'activité de l'hippocampe suivant les divers stades du sommeil spontané chez le chat. *Rev. Neurol.*, 1961, **105** : 171-176.
6. CAVENESS W.F. — The development of the E.E.G. expression of sleep in the monkey. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1956, **18** : 493-4.
7. CHARLES M.S. and FULLER J.L. — Developmental study of the electroencephalogram of the dog. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1956, **8** : 645-652.

8. CORONIOS J.D. — The development of behavior in the fetal cat. Psychol. Bull., 1931, **28** : 696-97.
9. CRAIN S.M. — Development of electrical activity in the cerebral cortex of the Albino Rat. Proc. Soc. Biol. Med., 1952, **81** : 49.
10. DEMENT W. — The occurrence of low voltage, fast, electroencephalogram patterns during behavioral sleep in the cat. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1958 **10** : 291-296.
11. DEMENT W. and KLEITMAN N. — Cyclic variations in E.E.G. during sleep and their relation to eye movements, body motility and dreaming. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1957, **9** : 673-690.
12. GARCIA-AUSTT E. — Development of electrical activity in cerebral hemispheres of the chick embryo. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1954, **86** : 348.
13. GROSSMAN C. — Electro-ontogenesis of cerebral activity. Arch. Neurol. Psychiat. (Chic.), 1955, **74** : 186-202.
14. HESS R. Jr., KOELLA W.P. and AKERT K. — Cortical and subcortical recordings in natural and artificially induced sleep in cats. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1953, **5** : 75-90.
15. JOUVET D. — La Phase Rhombencéphalique du sommeil. Thèse de Médecine, Lyon 1962 (dactylographiée).
16. JOUVET D. et VALATX J.L. — Etude polygraphique du sommeil de l'agneau. C.R. Soc. Biol. (Paris), 1962, **156** : 1411.
17. JOUVET D., VALATX J.L. et JOUVET M. — Etude polygraphique du sommeil du chaton. C.R. Soc. Biol. (Paris), 1961, **155** : 1660-1664.
18. JOUVET M. — Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique. Arch. Ital. Biol., 1962 a, **100** : 125-206.
19. JOUVET M. — Sur l'existence d'un système hypnique ponto-limbique. Ses rapports avec l'activité onirique. In P. Passouant (Editor). Physiologie de l'hippocampe. Centre National de la Recherche Scientifique, 1962 b, 297-330.

20. JOUVET M. et MICHEL F. — Recherches sur l'activité électrique cérébrale au cours du sommeil. C. R. Soc. Biol. (Paris), 1958, **152** : 1167-1170.
21. JOUVET M., MICHEL F. et COURJON J. — Sur un stade d'activité électrique cérébrale rapide au cours du sommeil physiologique. C.R. Soc. Biol. (Paris), 1959, **153** : 1024-1028.
22. JOUVET M., MICHEL F. et COURJON J. — L'activité électrique du Rhinencéphale au cours du sommeil chez le chat. C.R. Soc. Biol. (Paris), 1959, **153** : 101-105.
23. JOUVET M., MICHEL F. et MOUNIER D. — Analyse électro-encéphalographique comparée du sommeil physiologique chez le chat et chez l'homme. Rev. Neurol., 1960, **103** : 189-205.
24. KLEIN M. — Etude polygraphique et phylogénétique des différents états de sommeil. Thèse de Médecine, Lyon, 1963.
25. KLEIN M., MICHEL F. et JOUVET M. — Etude polygraphique du sommeil chez les oiseaux. C. R. Soc. Biol. (Paris), 1963. In Press.
26. LANGWORTHY O.R. — A physiological study of the reactions of young decerebrate animals. Amer. J. Physiol., 1924, **69** : 254.
27. LIBET B., FAZEKAS J.F. and HIMWICH H.R. — The electrical response of the Kitten and adult cat brain to cerebral anemia and anaesthetics. Amer. J. Physiol., 1941, **132** : 232-238.
28. MARLEY E. and KEY B.J. — Maturation of the electrocorticogram and behaviour in the Kitten and guinea-pig and the effect of some sympathomimetic amines. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1963, **15** : 620-636.
29. MARTY R. — Développement post-natal des réponses sensorielles du cortex cérébral chez le chat et le lapin. Thèse de Sciences. Masson (Paris), 1962, 264 p.
- 29^{bis}. MICHEL F. — Le problème Neurophysiologique du sommeil de l'animal. Thèse de Médecine, Lyon, 1962 (dactylographiée).
30. MORUZZI G. — Synchronizing influences of the brain stem and the inhibitory mechanisms underlying the production of sleep by sensory stimulation. E.E.G. clin. Neurophysiol., suppl. **13** : 231-253, 1960.

31. MORUZZI G. and MAGOUN H.W. — Brain stem reticular formation and activation of the E.E.G. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1949, **1** : 455-473.
32. MOURET J., JEANNEROD M. et JOUVET M. — L'activité électrique du système visuel au cours de la phase paradoxale du sommeil chez le chat. *J. Physiol. (Paris)*, 1963, **55** : 305-306.
33. NAQUET R., DENAVIT M., LANOIR J. et ALBE-FESSARD D. — Altérations transitoires ou définitives de zones diencéphaliques chez le chat : leur rapport avec l'activité électrique corticale et le sommeil. In M. Jouvét (Editeur). *Aspects anatomo-fonctionnels de la physiologie du sommeil*. Centre National de la Recherche Scientifique. A paraître.
34. PAMPIGLIONE G. — Alertness and sleep in young pigs. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1961, **13** : 827.
35. PELLIN B. — Sommeil et comas : Etude polygraphique des différentes phases de sommeil dans les troubles de conscience chroniques. Thèse de Médecine, Lyon, R. Gauthier, 105 p., 1960.
36. PURPURA D.P. — Analysis of axodentritic synaptic organization in immature cerebral cortex. *Ann. New-York Acad. Sci.*, 1961, **94** : 604-654.
37. PURPURA D.P., CARMICHAEL M.W. and HOUSEPIAN E.M. — Physiological and anatomical studies of development of superficial axodentritic synaptic pathways in neo-cortex. *Exp. Neurol.*, 1960, **2** : 324-347.
- 37^{bis}. RECHTSHAFFEN A., WOLPERT E., DEMENT W., MITCHELL S. and FISHER C. — Nocturnal sleep of narcoleptics. *E.E.G. clin. Neurophysiol.*, 1963, **15** : 599-609.
38. RHEINBERGER M. and JASPER H. — Electrical activity of the cerebral cortex in the unanesthetized cat. *Amer. J. Physiol.*, 1937, **119** : 186-196.
39. ROBERT DE RAMIREZ DE ARELLANO M.I. — Maturational changes in the electro-encephalogram of normal monkeys. *Exp. Neurol.*, 1961, **3** : 209-224.
40. ROFFWARG H.P., DEMENT W., MUZIO J.N. and FISHER C. — Dream imagery : relationship to rapid eye movements of sleep. *Arch. gen. Psychiat.*, 1962, **7** : 235-258.

41. RUCKEBUSCH Y. — Recherches sur la régulation centrale du comportement alimentaire chez les Ruminants. Thèse de Sciences, Lyon, 1963. Bosc.
 42. SERGIO C. et LONGO V.G. — Azione di alcuni farmaci sul tracciato elettrico cerebrale e sul comportamento del coniglio decorticato. Arch. Int. Pharmacodyn., 1960, **125** : 65-82.
 43. TILNEY F. and CASAMAYOR L. — Myelinogeny as applied to the study of behavior. Arch. Neurol. Psych., 1924, **12** : 1-66.
 44. TINBERGEN N. — Etude de l'instinct. Payot, éd., 1954.
 45. VARGUES R., MORAND B. et LORTHOLARY J. — Activités bactériolytiques et bactéricides des sérums des animaux nouveau-nés. C. R. Soc. Biol. (Paris), 1962, **156** : 879-882.
 46. VERLEY R. — Développement des activités électro-corticales, motrices et neuro-végétatives des mammifères nouveau-nés. Thèse de Médecine, Paris, 1959.
 47. WEED L.H. — The reactions of kittens after decerebration. Amer. J. Physiol., 1917, **43** : 131.
 48. WINDLE W.F. — Physiology of the fetus. Saunders, Philadelphia, 1940, 163 p.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	17
PREMIÈRE PARTIE. — Sommeil de l'animal adulte	21
Historique du sommeil de l'animal nouveau-né	25
Matériel et Méthode	27
DEUXIÈME PARTIE. — Résultats	33
TROISIÈME PARTIE. — Discussion	51
I. Assimilation du sommeil du chaton à celui de l'adulte	52
II. Physiologie de la phase rhombencéphalique du sommeil	59
III. Analogie avec la phase des mouvements oculaires	68
RÉSUMÉ	73
CONCLUSIONS	75
BIBLIOGRAPHIE	77
